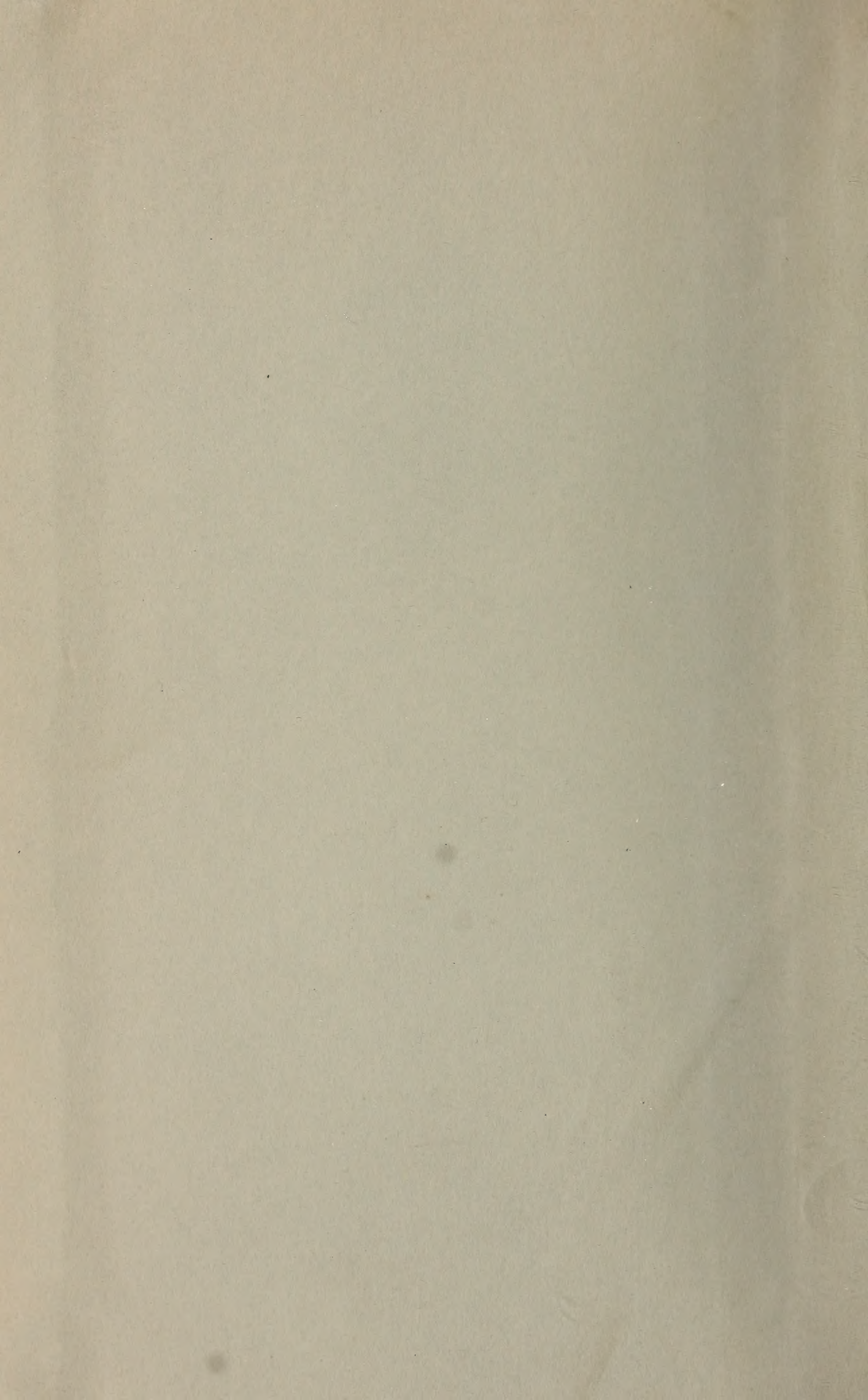
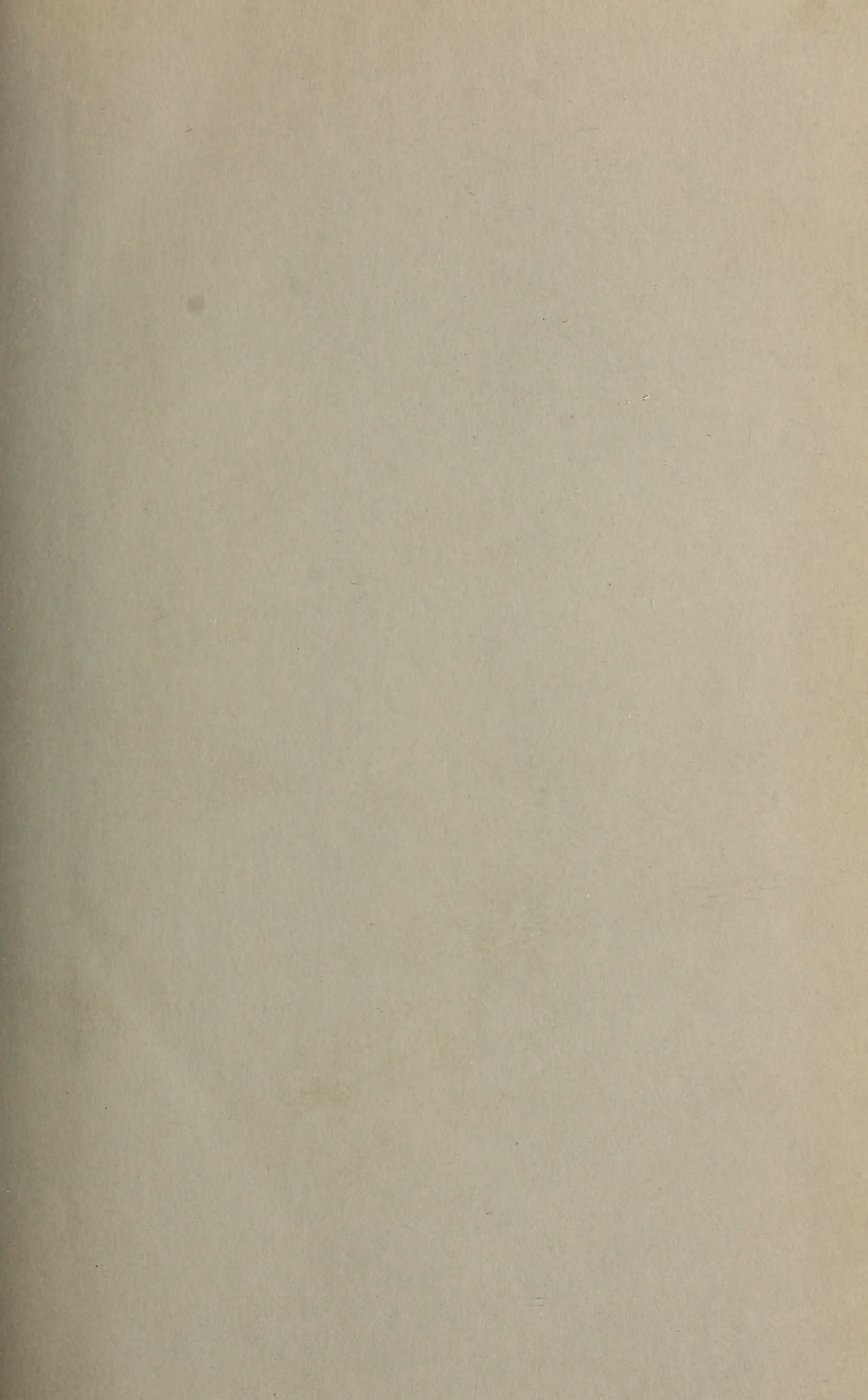
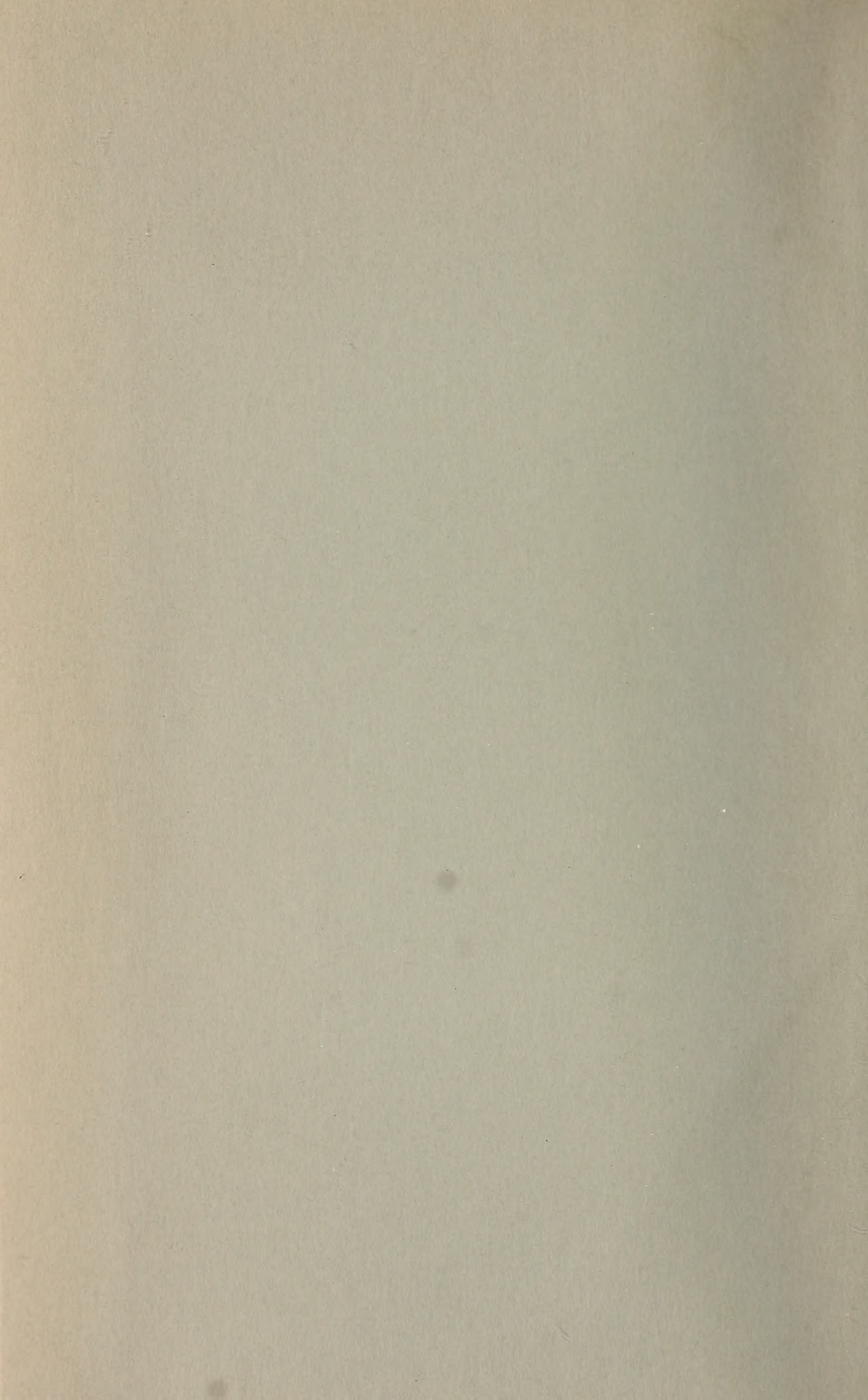
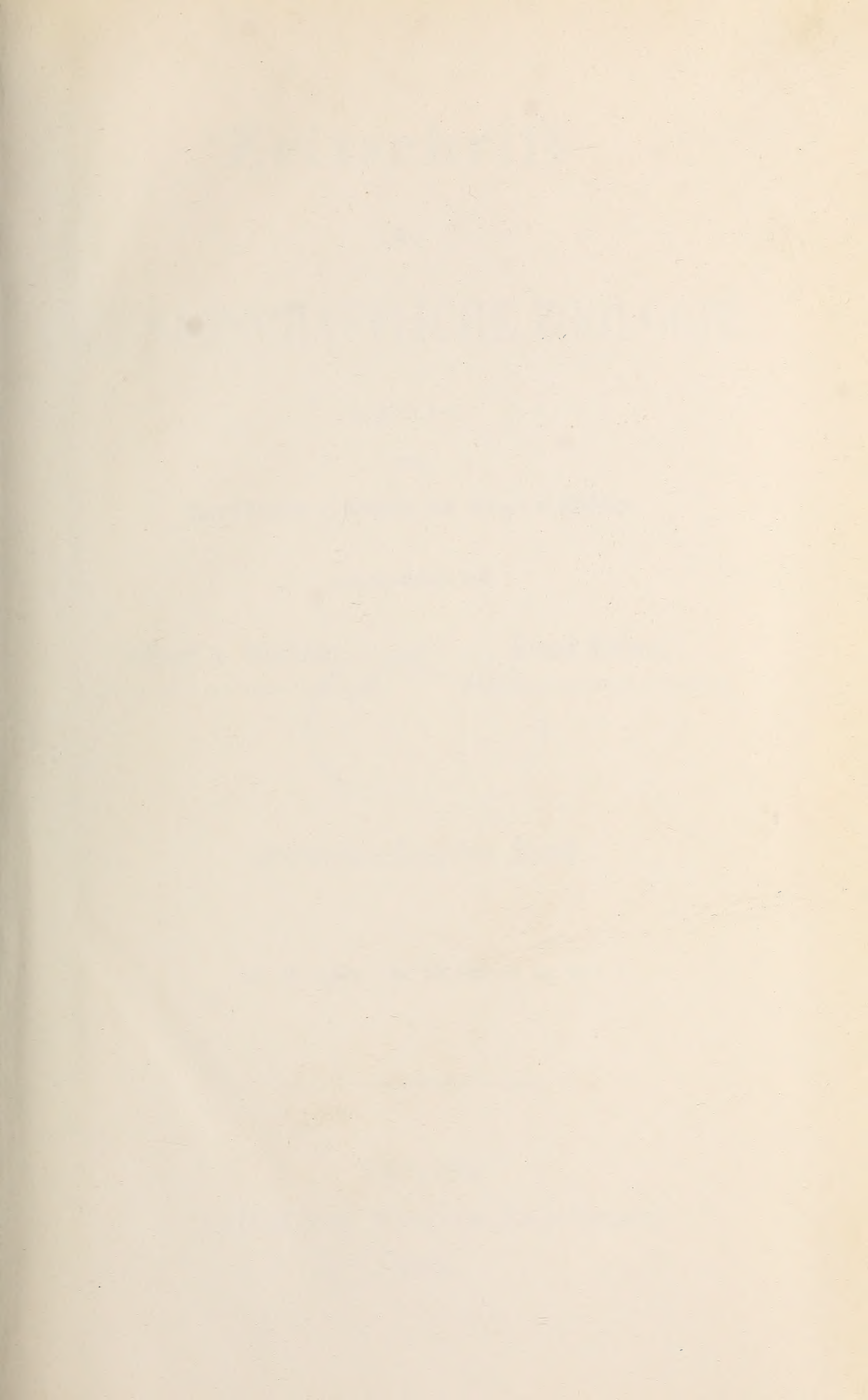
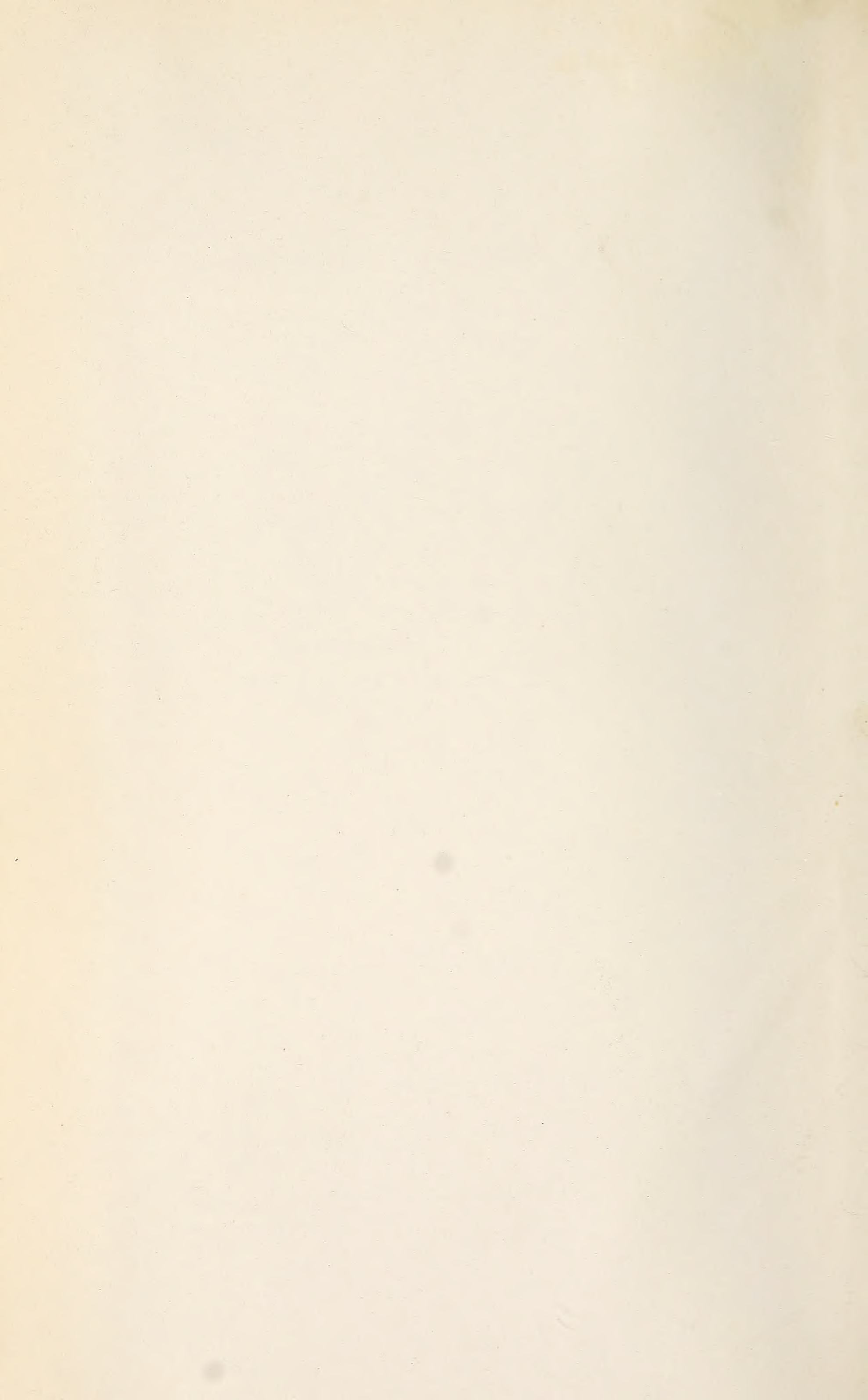












Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen

Dreiundsechzigster Band

Mit 45 Tafeln und 73 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1898.



Inhalt des dreiundsechzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 17. September 1897.

Zweites Heft.

Ausgegeben den 12. November 1897.

Drittes Heft.

Ausgegeben den 29. März 1898.

Viertes Heft.

Ausgegeben den 20. Mai 1898.

Beiträge zur Kenntnis der Eimer'schen Organe in der Schnauze von Säugern.

Von

Georg Huss

aus München.

(Aus dem Zoologischen Institute zu Tübingen.)

Mit Tafel I.

Den ersten Anstoß zu einer Reihe von Untersuchungen über Nerven in der allgemeinen Körperdecke hatte LANGERHANS gegeben durch die Auffindung verästelter Zellen in der Oberhaut des Menschen, die er für Nervenzellen erklärte; er glaubte, dass feine Nerven, aus der Lederhaut kommend, in diesen Zellen endigen. Die Nachuntersuchung zeigte, dass Nerven in reicher Menge in die Epidermis eintreten und dort mit Knöpfchen endigen; die meisten Forscher (EBERTH, PALADINO, EIMER, MOJSISOVICZ, MERKEL) konnten jedoch einen Zusammenhang dieser Nerven mit den LANGERHANS'schen Zellen nicht feststellen, andere (SERTOLI, KROHN) ließen die Frage offen.

Besonders interessante Nervenendigungen fand EIMER (8) in der Epidermis, die die Schnauze des Maulwurfs überzieht; sie sind in den Papillen gelegen, die von der Epidermis aus gegen die Cutis pufferförmig vorspringen; diesen inneren Vorsprüngen entsprechen außen kuppenartige Erhebungen der Epidermis, die auf der Oberfläche als feine Punkte wahrnehmbar sind. EIMER vergleicht diese Bildungen mit zwei Kegeln, die mit ihrem abgestumpften oberen Ende auf einander sitzen und nannte den oberen derselben, zu dem die Nerven in engere Beziehung treten, Tastkegel. In der Achse eines solchen Organs liegt ein sanduhr- oder cylinderförmiger Raum, in dem die Nervenfasern in eigenthümlicher Anordnung verlaufen; im inneren Theile hat dieser Raum keine besondere Wandung, im äußeren (im Tastkegel) ist er von einem Epithelialrohr bekleidet, dessen Wand aus eingerollten spindelförmigen Zellen besteht, deren spitze Enden sich über einander lagern. Im inneren Theile ist der Raum mit einer strukturlosen Bindegewebsmasse erfüllt, den äußeren Theil, den Tastkegel, betrachtet EIMER als leere Röhre, die auf der Oberfläche der Papillenkuppe offen nach außen mündet; zuweilen erschien auch dieser Raum von einer strukturlosen Masse ausgefüllt. Der Tastkegel zeigte sich von Epithel bedeckt, das gewissermaßen den Deckel desselben bildet; zuweilen erschien der Deckel von einem kleinen Loche mit eingerissenen Rändern durchbohrt, als

ob seine Auflösung begonnen hätte. — Die durch Goldfärbung sichtbar gemachten Nerven verfolgte Eimer in den tieferen Cutislagen als dicke Stränge, die sich nach außen zu mehrfach in dünnere Bündel theilen; jedes Bündel dieser Art tritt in einen pufferartig vorspringenden Zapfen der Schleimschicht, die Nervenfasern verlieren hier plötzlich ihr Mark und steigen fast durch die ganze Epidermis empor, die meisten der Innenwand des sanduhrförmigen Tastraumes dicht anliegend, zwei oder drei andere in der Achse des letzteren; auf Querschnitten erscheinen jene Fasern auf einer Kreislinie um die im Mittelpunkte des Kreises stehenden drei letzteren angeordnet. Im eigentlichen Tastkegel befestigen sich die Nerven an den spindelförmigen Wandzellen, indem sie jeweils mit einer knopfförmigen Anschwellung in eine solche Zelle eindringen; so geht es bis unter die äußersten Lagen der Hornschicht; an den axialen Nervenfasern waren gleiche knopfartige Anschwellungen nicht erkennbar. Um die Säule strukturlosen Gewebes, welche die letzteren Fasern umfasst, scheint ein Nervenfaden sich spiralig herumzuwinden; mit voller Bestimmtheit konnte wohl Eimer dies spiralige Gebilde wegen der Schwierigkeit einer vollkommenen Goldimprägnirung nicht bestätigen.

Eine Nachuntersuchung von Mojsisovicz (20) stimmt Betreffs der Verzweigung der Cutisnerven und der Ausbreitung und Anordnung der Achsencylinder in den wesentlichen Punkten mit Eimer's Darstellung überein. Die »sanduhrförmigen Räume« dagegen erkannte er als solide Epithelcylinder, die sich aus »speciell modificirten Epithelzellen« aufbauen; sie sind von der Cutis und der übrigen Epidermis scharf abgegrenzt, doch in engem Zusammenhang mit letzterer. Auf Querschnitten durch die »sanduhrförmigen Gebilde« sah er nach Osmiumfärbung große, unregelmäßige, mehr oder weniger rundliche Zellen mit schönen runden Kernen und Nucleolen; nach oben zu erscheinen diese Zellen mehr abgeplattet und gehen schließlich, wie die umgebende Epidermis, in eine dicke Hornlage über. Die Lage der Nervenendknöpfchen hält Mojsisovicz für intercellulär, trotzdem die Knöpfchen häufig der Lage nach den Nucleolis entsprechen. Was die centralen Achsencylinder anlangt, so stimmt Mojsisovicz mit Eimer überein, kann jedoch die spiralig um dieselben verlaufende Nervenfaser nicht auffinden.

Ranvier (22), der in den achtziger Jahren die Maulwurfsschnauze untersuchte, entdeckte, dass an der Basis der Epidermiszapfen in der Cutis kleine Pacini'sche Körperchen liegen, und dass sich in der Tiefenlage der Epithelmasse, welche diese Papille bildet, fünf bis sechs runde Körperchen finden, über deren Bestimmung er sich nicht ausspricht. Er erkennt, dass die Nervenfasern im Centrum der Eimer'schen Organe Zickzacklinien bilden, die nach außen zu ausgesprochener werden und an deren Winkeln zunächst Verdickungen, weiter außen wahre gestielte Knöpfchen vorhanden sind. Die Randnervenfasern des Eimer'schen Organs verlaufen gestreckt; auch sie tragen Anschwellungen, die in einer Querlinie für alle Fasern liegen. Diese Anschwellungen ragen gegen die Mitte des Organs vor und sitzen weiter nach außen an einem Stiel.

Eigene Untersuchungen.

Wenn ich trotz dieser eingehenden Untersuchungen so bedeutender Forscher es unternehme, mich mit dem merkwürdigen Organ der Maulwurfsschnauze zu beschäftigen, so geschah es in Hinblick

auf die Meinungsverschiedenheiten, die sich bei der Vergleichung der bisherigen Darstellungen ergeben. Mit Hilfe der jetzt dem Untersucher zu Gebote stehenden vorzüglichen mikroskopischen Hilfsmittel und insbesondere unter Zuhilfenahme der erprobtesten Färbungsmethoden glaubte ich, mein Ziel erreichen zu können. Durch möglichst genaue Nachuntersuchung der von einander abweichenden Befunde konnte ich nach meinen erhaltenen Bildern die Wahrnehmung des einen oder anderen Forschers bestätigen; in einzelnen Punkten gewann ich nach reiflicher Überlegung auch eine besondere Ansicht. Vor Allem war ich bestrebt, die Epithelauskleidung der EIMER'schen »sanduhrförmigen Gebilde«, wie sie abweichend von EIMER zuerst MOJSISOVICZ beschrieben hat, näher zu studiren und ihre Beziehungen zu den Nerven einerseits und zu dem umliegenden Gewebe außerhalb der EIMER'schen Organe andererseits zu erkennen. Weiter war es von Wichtigkeit, den Zusammenhang von Nervenfaden und Nervenknöpfchen näher zu beleuchten und die Befestigungsstelle der letzteren an den Zellen oder im Zellkörper festzustellen. Im Anschluss daran beschäftigte ich mich mit der Frage nach einer etwaigen Wechselbeziehung zwischen Kernkörperchen der Epithelzellen und Nervenendknöpfchen, bezw. einer weiteren Verbindung des letzteren mit dem Kernkörperchen. Außerdem suchte ich die von RANVIER schon aufgefundenen in der Tiefenlage der Epithelmasse sitzenden fünf oder sechs kleinen, runden Körperchen zu erklären. Endlich machte ich mir zur Aufgabe, ähnliche Gebilde, wie sie als »EIMERsche Organe« in der Maulwurfsschnauze jetzt bekannt sind, auch bei anderen mit diesem Thiere verwandten Arten aufzusuchen.

1) Epithelzellen im sanduhrförmigen Gebilde. MOJSISOVICZ wandte mit Vortheil zur Färbung der EIMER'schen Organe Überosmiumsäure an. Doch erreichte ich mit Hilfe der Goldimprägnation Färbungen, die mir jenes Mittel entbehrlich erscheinen ließen: es wurden dabei einerseits die Nerven zur Darstellung gebracht, andererseits auch Zellgrenzen, Kern und Kernkörperchen deutlich gefärbt. Ich bediente mich dabei der von RANVIER angegebenen Behandlungsweise.

Von frisch getödteten oder von nicht länger als vor fünf Stunden zum Tode gebrachten Maulwürfen wurden $^1/_2$ cm lange und 3 mm dicke Stücke der Schnauze in eine Mischung von acht Theilen $1^0/_0$iger Goldchloridlösung und zwei Theilen $25^0/_0$iger Ameisensäure, die vorher bis zum dreimaligen Aufwallen gekocht war, nach dem Erkalten derselben eingelegt, in die Dunkelkammer gebracht und zugleich kalt gestellt. Nach zweistündigem Einwirkenlassen dieser Mischung auf die Präparate wurden diese mittels Hornpincette vorerst zum

flüchtigen Abwaschen in destillirtes Wasser und dann in eine 20%ige Ameisensäure gebracht und 36—48^{h} dem Sonnenlichte ausgesetzt. Hier findet ein Reduktionsprocess statt, wodurch die Präparate, die in der Goldlösung einen gelben Ton angenommen hatten, nun eine dunkelviolette Färbung erhalten. Die Intensität der dunkelvioletten Färbung giebt zugleich den Maßstab für die Dauer der zeitlichen Einwirkung der Ameisensäure und des Sonnenlichtes an. Hierauf geschah die Härtung durch 96%igen und absoluten Alkohol, und zwar wurden zur Verhütung weiterer Reduktion die Stücke im Dunkeln gehalten. Bisweilen färbte ich die Goldpräparate im Schnitt mit Hämalaun (nach Paul Mayer) nach, wodurch ich schöne Bilder erhielt.

Wie ist nun die Gestalt und die Aneinanderlagerung dieser Epithelzellen im sanduhrförmigen Gebilde?

Mojsisovicz giebt nur im Allgemeinen an, dass diese Gebilde von großen, unregelmäßigen, mehr oder weniger rundlichen Zellen mit schönen, runden Kernen und Nucleolen ausgefüllt seien, die nach oben zu gegen die Basis des Eimer'schen Tastkegels mehr keilförmig abgeplattet sind und schließlich mit der das sanduhrförmige Gebilde umgebenden Epidermis in eine dicke Hornlage übergehen. Auf sehr dünnen Längsschnitten durch die sanduhrförmigen Gebilde kann man eine erstaunlich gleichmäßige Anordnung der Epithelzellen sehen. An der Basis des unteren Kegels liegen zu beiden Seiten des Centralachsencylinders je eine große Zelle mit einem großen, runden Kern (Fig. 1). So liegen Zelle über Zelle von gleicher Gestalt ihres Leibes bezw. Kernes bis ungefähr zur Höhe des Gebildes, wo Eimer den eigentlichen Tastkegel beginnen lässt. Hier treten nun ganz allmählich Veränderungen an den Zellen auf, indem diese mehr und mehr in der Höhe abgeplattet, dafür aber breiter werden. Man kann sich den Aufbau klar machen, wenn man annimmt, dass die Zellen von oben her einen gewissen Druck erfahren haben und so jede einzelne Zelle, dem Drucke ausweichend, mehr in die Breite gegangen ist und sich zwischen andere Zellen mit einem Theil ihres Protoplasmas hineingedrängt hat. Diese Veränderung der Zellen geht ganz allmählich vor sich, indem die Zellen auf beiden Seiten des Centralachsencylinders, Anfangs einander gegenüber liegend, mit ihren mehr ausgezogenen Enden sich jetzt über einander legen, später dann eine Zelle die ganze Breite des Tastkegels einnimmt und sich wie ein Keil zwischen zwei andere der gegenüber liegenden Seite hineingeschoben hat, wodurch endlich Zelle über Zelle zu liegen kommt. Dabei muss freilich ein Ausschnitt übrig bleiben, der den Centralachsencylindern den Weg frei lässt. Schiebt man die Finger der einen Hand zwischen die der anderen, so hat man, die

Finger mit den Zellen verglichen, ein Bild, wie die Zellen in den EIMER'schen Organen im Tastkegel in einander stecken. Dabei wäre der Grund der Finger der Sitz des großen Kernes, hier auch der größte Durchmesser der ganzen Zelle, während die Finger selbst die schmal ausgezogenen Fortsätze darstellen und so gegenseitig in einander greifen. Dieser Zellenaufbau ist bis zur dritten oder vierten obersten Epithellage in gleicher Anordnung zu verfolgen; von hier an deutet die nur stückweise noch erfolgte Imprägnirung den Beginn des Verhornungsprocesses an.

Recht deutlich ist auch die geschilderte Anordnung der Epithelzellen auf Querschnitten der EIMER'schen Organe zu erkennen. Legt man einen solchen in der Nähe der Basis des unteren Kegels durch, so sieht man zwei gleichgroße Zellen den ganzen Innenraum ausfüllen (Fig. 4). Gegen die Mitte stoßen sie mit ihren Wänden hart an einander und lassen, wenn ein Centralachsencylinder vorhanden, denselben im Centrum des kreisrunden, quergeschnittenen Tastkegels, wenn zwei oder drei solcher vorhanden, diese in ihrem mehr excentrischen Verlaufe hindurchtreten. Die Berührungslinie beider Zellen bildet meist eine Gerade, und die Kerne wiederum nehmen je den Mittelpunkt der Hälften ein. Vergleicht man nun einen Querschnitt aus dem Tastkegel damit, so bemerkt man zwei ungleiche Hälften, indem ein schmälerer Theil der einen an einen breiteren der anderen Hälfte stößt und umgekehrt. Dazu liegt der Centralachsencylinder, selbst wenn nur einer vorhanden ist, nicht ganz in der Mitte des drehrunden, quergeschnittenen Tastkegels, sondern nimmt, wie das EIMER auch erwähnt hat, zuweilen eine mehr excentrische Stellung ein, wodurch der eine oder andere Kern dem Centralachsencylinder, auf dessen Verlauf ich später eingehend zu sprechen kommen werde, näher gerückt ist.

An den Kernen der Zellen des Tastkegels fiel mir eine eigenartige Gestaltung auf (Fig. 4 und 5), und es war desshalb nöthig, an bestkonservirtem Material mit den erprobtesten Kernfärbemitteln diesen Befund zu bestätigen. Ich benutzte dazu Hämalaun und die Eisen-Hämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN.

Die mit diesen Methoden erzielten Bilder stimmten alle in der Gestaltung der Kerne überein. Diese Kerne haben ihre runde Form ganz verloren; sie sind langgestreckt und zeigen gegen die Außenfläche mehrfache deutliche Einbuchtungen; gegen die Innenseite ist meist nur eine ausgesprochene Einbuchtung zu erkennen. Ein Kern ist gewöhnlich deutlicher als der gegenüberliegende Zellkern am

gleichen Querschnitt eingebuchtet. Auf diese Einbuchtungen der Kerne einerseits und das merkwürdige Verhalten des Centralachsencylinders andererseits werde ich später noch zurückkommen.

Ich versuche jetzt, den Zusammenhang der im Tastkegel vorhandenen Epithelzellen mit dem außerhalb davon gelegenen Gewebe zu schildern. Bei Durchmusterung von Schnitten sehr geringer Größe schon bemerkt man die auf einen Schnitt treffenden 25 bis 30 charakteristischen sanduhrförmigen Gebilde auch bei schwacher Vergrößerung sehr deutlich; ohne Darstellung der Nerven sind sie schon wohl zu erkennen. Vor Allem fällt die durchwegs intensivere Färbung der Organe auf; außerdem ist ein festeres Gefüge der Zellen unverkennbar. Von den Seiten werden die Gebilde nun, so weit sie in dem pufferförmigen Fortsatz stecken und dem unteren Kegel angehören, von mehrfach über einander geschichteten, hohen, mit schmalen, sehr langen, ovalen Kernen versehenen, dem Rete Malpighii angehörigen Stiftzellen umgeben (Fig. 1); darauf folgen vieleckige, große Stachel- oder Riffzellen des Rete Malpighii mit deutlichen, runden Kernen, und ungefähr von der Basis des eigentlichen Tastkegels ab werden diese von mehr oder weniger abgeplatteten, mit ihren ausgezogenen Enden in einander greifenden, kernhaltigen Epithelzellen umhüllt. Diese Epithelzellen werden nach oben zu allmählich flacher, aber desto breiter und besitzen, ihrem vergrößerten Breitendurchmesser entsprechend, wieder einen länglichrunden Kern, bis sie in der Hornschicht ganz abgeplattet und kernlos geworden sind.

2) Nerven im sanduhrförmigen Gebilde. Den wahren Werth erlangen nun diese in ihrem Zellenaufbau eben beschriebenen Gebilde durch die Nerven, die in ihnen verlaufen und enden.

Zum Nachweis des Nervenverlaufs bediente ich mich neben der Ranvierschen Goldmethode auch der Färbung mit Methylenblau: es wurden 1—1½ cm große Stücke auf zwei Stunden bis zu drei Tagen in eine ½%ige Lösung von Methylenblau in physiologischer Kochsalzlösung gebracht, dann mit Betheseher Flüssigkeit im Eisschrank fixirt und nach Bethe's Vorschrift bis zur Paraffineinbettung weiter behandelt.

Ich beginne nun mit der Betrachtung der in der Achse der Eimer'schen Organe verlaufenden Achsencylinder, der sogenannten Centralachsencylinder. Eimer hat das gewöhnliche Vorhandensein von zwei bis drei in der Mitte der Tastkegel verlaufenden Achsencylindern festgestellt. Auf fast allen Querschnitten konnte ich — wie Mojsisovicz und Ranvier — diese zwei bis drei Achsencylinder

sehen; in den seltensten Fällen war nur ein Centralachsencylinder vorhanden. Wie erklärt sich nun die von EIMER berührte, oft sichtbare excentrische Lage dieser Centralachsencylinder? Wir betrachten vorerst, zusammengehalten mit Querschnitten, seinen Verlauf an Längsschnitten. An genügend feinen, genau senkrecht zur Oberfläche geführten Schnitten trifft man stets einen Achsencylinder, da nicht alle drei in eine Ebene fallen. Ein Centralachsencylinder liegt aber gewöhnlich in seinem ganzen Verlaufe fast nur in einer Ebene, und eine glücklich getroffene Schnittrichtung lässt denselben von seinem Anfang an im sanduhrförmigen Gebilde bis zu seinem Ende in gleicher Deutlichkeit erkennen. Im Vergleiche mit anderen, ebenfalls im EIMER'schen Organe verlaufenden Achsencylindern erscheinen, was MOJSISOVICZ auch beobachtet hat, diese centralen im Bereiche des unteren Tastkegels etwas dicker. Es hat dies lange Zeit die Vermuthung in mir wach erhalten, es könnten dieselben zum Unterschied von den übrigen, nackten Achsencylindern etwa mit einer Markscheide umgeben sein. Specielle Untersuchungen darüber und Prüfungen mit entsprechenden Färbemethoden ließen aber bald erkennen, dass man es auch hier nur mit nackten, wenn auch dickeren Achsencylindern zu thun hat. Ein solcher steigt nun vom Grunde des EIMER'schen Organs aus zwischen den ihm anliegenden Zellen in ziemlich gestreckter Richtung hindurch, wobei er regelmäßig auf der Höhe je einer Epithelzelle bald einerseits, bald beiderseits eine in das Protoplasma der Zelle eingesenkte Erhebung zeigt. Den Beweis dafür, dass die Erhebungen innerhalb der Zelle gelegen sind, werde ich weiter unten erbringen. So ist der Verlauf im Bereiche des unteren Kegels. Nach aufwärts nun, woselbst, wie früher erwähnt, der Übergang von den Anfangs gleichmäßigen, runden, einander gegenüberliegenden zu den nach und nach mehr und mehr abgeplatteten, breitgedrückteren, Anfangs theilweise, später ganz über einander liegenden Zellen stattfindet, zeigt der Centralachsencylinder in strenger Anordnung zur Lage der von rechts oder links hereinragenden Zelle je auf der Höhe einer solchen eine im Vergleich zum unteren Kegel viel deutlichere, knopfförmige, in die Epithelzelle vollkommen eingesenkte Erhebung. Diese wunderbare Gestaltung wird nun ganz eigenthümlich an Schnitten, in denen, wie RANVIER dies schon schildert, der Achsencylinder zickzackförmig verläuft und die knöpfchenförmigen Erhebungen wie abgeschnürt vom eigentlichen Achsencylinder mit diesem durch ein feinstes Fädchen erst verbunden sind. Es giebt hierbei die Lage der Kerne in

den Zellen die Richtungslinie für den Achsencylinder an. Dadurch, dass der Centralachsencylinder den Kernen zustrebt, diese aber schräg einander gegenüber liegen, wie ich durch den Vergleich der Lage der Zellen mit in einander geschobenen Fingern und ihrer Kerne am Grunde der Finger klar zu machen versuchte, kommt dieser zickzackförmige Verlauf zu Stande. An den Winkeln sitzen hier im unteren Theile des Tastkegels die knöpfchenförmigen Erhebungen dicht auf; allmählich werden diese aber von dem eigentlichen Achsencylinder mehr und mehr abgeschnürt, und in den oberen Partien des Tastkegels sieht man die Knöpfchen durch feinste Fädchen mit dem eigentlichen Centralachsencylinder verbunden.

Die Erscheinung, dass die Knöpfchen an besonderen Stielen aufsitzen, die gegen die Oberfläche zu immer deutlicher hervortreten, führte mich zu der Ansicht, dass man es überhaupt in den Erhebungen nicht mit Anschwellungen des betreffenden Achsencylinders selbst zu thun hat, wie dies bisher allseits angenommen wurde, sondern mit besonderen, für sich bestehenden knopfförmigen Endverzweigungen, und zwar in der Weise, dass diese unterhalb des eigentlichen Tastkegels dem Achsencylinder einfach dicht anliegen, im oberen, dem Bereich des Tastkegels angehörigen Theil durch feine Nervenfäden mit diesem verbunden sind. Es ist dies sehr wahrscheinlich, indem die als Varikositäten bezeichneten Anschwellungen nackter Achsencylinder nirgends so halbseitig am Nervenfaden auftretend gesehen wurden, sich vielmehr als kugelige Verdickungen der Nervenfäden darstellen. Wie früher von Anderen, so wurden in neuester Zeit diese Varikositäten von Scymonovicz als postmortale Änderungen bezeichnet, denn im Augenblicke, in welchem die Färbung entsteht — genannter Forscher beobachtete die Färbung der Nervenfäden mit Methylenblau an Schnitten durch frisches Gewebe — lassen sie sich nicht beobachten und treten erst mit der Zeit auf. Der etwaigen Vermuthung einer hier gleichfalls bestehenden postmortalen Erscheinung steht die Thatsache gegenüber, dass die Erhebungen am Achsencylinder eine regelmäßige Anordnung und so eine gewisse Beziehung zu den Epithelzellen nicht verkennen lassen. Die Knöpfchen, die dem Achsencylinder entweder direkt anliegen oder mit diesem durch ein feines Fädchen verbunden sind, liegen stets auf der Seite vom Achsencylinder, auf welcher der Kern der die ganze Breite des Tastkegels einnehmenden Zelle liegt. Da dieser abwechselnd bald links, bald rechts vom Centralcylinder seine Lage in der Zelle hat, so ist auch eine alternirende Anordnung

der Knöpfchen am Achsencylinder wahrzunehmen. Daraus lässt sich wohl mit aller Deutlichkeit ersehen, dass die Knöpfchen selbst dort, wo sie nicht an besonderen Stielen aufsitzen und nur mit einer Seite dem Achsencylinder dicht anliegen, nicht einfache Verdickungen des Achsencylinders sind, sondern als Abzweigungen vom Achsencylinder Innervationsorgane für eine Epithelzelle darstellen, wobei das Fädchen, wenn es vorhanden ist, als Verbindungsglied zwischen Achsencylinder und Knöpfchen fungirt. Damit lässt sich ohne Weiteres auch die Einbuchtung des Zellkernes erklären, die, abgesehen vorerst von derjenigen an der Außenseite, an der inneren, dem Centralachsencylinder zugewendeten Seite des Kernes vorhanden ist, wie ich oben dargelegt habe. Gegen diese Einbuchtung vorgerückt konnte ich nämlich das Knöpfchen in der Epithelzelle sehen (Fig. 4), womit ein Theil des Beweises erbracht ist, dass das Knöpfchen eine intracelluläre Lage hat.

Ich will nun im Anschluss hieran den Verlauf der übrigen in das sanduhrförmige Gebilde eintretenden Nerven einer näheren Betrachtung unterziehen. Ein Querschnitt durch dasselbe zeigt, wie Eimer zuerst festgestellt hat, dass etwa 19 Achsencylinder, auf dem Querschnitt kreisförmig angeordnet, in ihm verlaufen. Diese bezeichne ich im Gegensatz zu den centralen als Randachsencylinder, weil sie an den äußeren Rändern des Tastkegels verlaufen und so gewissermaßen die Epithelzellen des Tastkegels von dem übrigen Epithel abgrenzen. Je nachdem man an Längsschnitten mit dem Mikroskop oberflächlicher oder tiefer einstellt, treten die Randachsencylinder der entsprechenden Ebenen deutlich hervor; die Schilderung des Verlaufes eines solchen passt für alle, und ich benutze zu meiner Beschreibung zwei Randachsencylinder, die auf dem Längsschnitt mit einem Centralachsencylinder in eine Ebene fallen (Fig. 1 *ra*). In ihrem Verlaufe zeigen sie nicht viele Verschiedenheiten gegenüber den Centralachsencylindern. Sie sind nur dünner, auch im unteren Theil des Tastkegels, wo sonst jene viel dicker erscheinen als oben; außerdem nehmen sie durchwegs eine gerade Richtung nach oben. Hart am Rande der Epithelzellen des Tastkegels emporsteigend, lassen sie nun eben so, wie die Centralachsencylinder allmählich stärker und deutlicher werdende Erhebungen wahrnehmen, die im eigentlichen Tastkegel sich als wirkliche Knöpfchen, entweder dicht dem Nervenfaden anliegend, oder wiederum durch feinste Fädchen mit diesem verbunden, erkennen lassen. Abweichend vom Centralachsencylinder liegen diese Knöpfchen nicht auf beiden Seiten des

Nervenfadens, sondern nur nach innen, auf der der Epithelzelle des Tastkegels zugewendeten Seite und sind wie jene in den Körper der in gleicher Höhe mit ihnen liegenden Epithelzelle eingesenkt. Aus der bestimmt gerichteten Anordnung der Knöpfchen ist auch hier zu ersehen, dass die Knöpfchen keineswegs einfache Anschwellungen der Achsencylinder vorstellen. In eine Epithelzelle sind nun neun bis zehn solcher Endknöpfchen eingesenkt, und es werden so die in einer Zelle hervorgerufenen Eindrücke durch eben so viele Nervenendigungen weiter befördert. Die mehrfachen Einbuchtungen der Kerne der Epithelzellen an ihrer Außenseite entsprechen nun gleichfalls den gegen sie vorgerückten Endknöpfchen (Fig. 4).

Eine eigenartige Erscheinung brachte die Färbung mit Hämalaun hervor. Während die Zellen des Tastkegels mit deutlicher Markirung ihrer Grenzen violette Färbung erhielten und die Kerne darin sich scharf durch dunklere Färbung abhoben, blieben die Nervenknöpfchen völlig farblos, so dass sie im Querschnitte des Tastkegels als weiße Pünktchen ersichtlich waren. Fig. 5 ist nach einem solchen Präparate gezeichnet. Auch auf Längsschnitten erkannte man die Nerven als weiße Linien in dem sonst violett gefärbten übrigen Gewebe.

Besondere Beachtung verdienen nun noch die Nerven, die in dem zwischen zwei sanduhrförmigen Gebilden liegenden Epithel verlaufen. In geringerer Weise wird hier das Epithel mit Nerven von der Cutis aus versorgt, ein Beweis dafür, dass die sanduhrförmigen Gebilde zu ganz specifischen Tastorganen umgebildet sind. Außerdem stehen die im Zwischenepithel verlaufenden Nerven nicht in der strengen Anordnung zu einander, wie sie die Achsencylinder im Eimer'schen Organ aufweisen. Als marklose Fasern treten sie gleichfalls aus der Cutis in die Epidermis ein, verlaufen aber dort nicht in der mehr oder weniger geraden Richtung, wie die Achsencylinder im Tastkegel, sondern gehen vorerst im Epithel meist eine nochmalige Verästelung ein, treten alsdann mit ihren Verzweigungen aus einander und erhalten, während sie gegen die Oberfläche hinstreben, die gleichen Endknöpfchen, wie sie von den Achsencylindern des Tastkegels her bekannt sind. Einfache, dicht den Nervenfädchen anliegende Knöpfchen kommen auch hier vor neben solchen, die durch letzte, feinste Fädchen mit den Endästchen des ursprünglichen Nervenfadens in Verbindung stehen. Es ist also im Allgemeinen dieselbe Endigungsweise vorhanden, wie ich sie von den im Tastkegel verlaufenden Achsencylindern gegeben habe. Auch in diesen

Knöpfchen erkenne ich, um meine Ansicht kurz zu wiederholen, nicht dem eigentlichen Nervenaste zukommende, einfache Verdickungen oder Anschwellungen, sondern selbständige Innervationsapparate anliegender Epithelzellen. Die Lage der Knöpfchen ist auch hier, wie dies an Querschnitten am besten zu erkennen ist, im Protoplasma der Zellen gegeben.

Wenn auch EIMER die Knöpfchen an den Nerven für Anschwellungen des Nervenfadens gehalten hat, so bin ich doch, was die Lage derselben zu den Zellen anbelangt, wie er zu dem Schlusse gekommen, dass die Knöpfchen innerhalb einer Zelle gelegen sind.

Abweichend davon vertritt nämlich MOJSISOVICZ (20) die Annahme, dass nur eine intercelluläre Endigungsweise der Epithelzellen stattfinde, wenngleich die knöpfchenartigen Anschwellungen häufig der Lage nach den Nucleolis entsprechen und je nach der Schnittrichtung mehr oder weniger den Epithelzellen angeheftet erscheinen. Zu gleichem Ergebnis gelangten auch RETZIUS (24) und VAN GEHUCHTEN (11), die beide im Schweinsrüssel die intercelluläre Endigung der Nervenfasern haben feststellen können. RANVIER (21), der eingehende Untersuchungen über Nervenendigungen in der Epidermis gemacht hat, spricht sich über die Endigungsweise, bezw. die Lage der Endknöpfchen in oder zwischen den Zellen nicht direkt aus; doch ist er zu der festen Überzeugung gekommen, dass die Endknöpfchen, je mehr sie sich der Oberfläche nähern, mit den verhornten Epidermiszellen abgestoßen werden. Ob die Endknöpfchen nun mit den Zellen, weil sie in diese eingesenkt sind, oder unabhängig von diesen nur eben so wie sie zeitweisem Abstoßungsprocess anheimfallen, ist nicht gesagt. WALDEYER (27) hatte die Endigung der Nerven im Hornhautepithel studirt und dort eine celluläre Endigung nicht feststellen können; auf Grund der tadellosen Präparate ISQUIERDO's aber, der am gleichen Material arbeitete, hat sich WALDEYER von der Verbindung der Nervenfäden mit dem Protoplasma der Hornhautzellen vollständig überzeugt.

Durch die Erkenntnis, dass die Nervenendknöpfchen nicht einfache Verdickungen oder Anschwellungen der Achsencylinder darstellen, sondern für sich bestehende, mit dem eigentlichen Achsencylinder meist erst durch ein weiteres Fädchen in Verbindung tretende Gebilde sind, ist ihre physiologische Bedeutung in erster Linie Gegenstand viel höheren Interesses geworden, da man sich doch sagen muss, dass solche Einrichtungen ganz besonderen Zwecken dienen müssen. Verfolgt man einen einzelnen Achsencylinder, und beobachtet man, wie viele solcher Endknöpfchen mit oder ohne Fädchen mit diesem in Verbindung stehen, so wird man überzeugt werden, dass in vielfältigster Weise Apparate für Zellen geschaffen sind, mittels deren die Empfindungen dieser durch die Endknöpfchen zum Achsencylinder und von dort zum Hauptnervenstamm

übertragen werden. Gleichzeitig wird es durch diese Betrachtung einleuchtend, dass die Endknöpfchen zur richtigen Aufnahme der Empfindungen ihren Sitz innerhalb der Zellen haben müssen, da sie nur auf diese Weise ihre ganze Oberfläche in den Dienst der Zelle zu Empfindungswahrnehmungen stellen können; bei Lagerung zwischen den Zellen wäre das nicht möglich, und es käme immer nur die Seite, mit der das Knöpfchen einer Zelle anliegt, hierzu zur Verwendung.

Diese aus rein physiologischen Betrachtungen gezogenen Schlüsse erhalten ihre vollste Bestätigung durch folgende Thatsachen. Wenn die Endknöpfchen mit ihren feinen Stielen zwischen den Zellen gelegen wären, so müsste man entweder auf Quer- oder auf Längsschnitten sie auf der Zellgrenze liegend finden, je nachdem sie den seitlichen, oder den äußeren bezw. inneren Wänden der Zelle anliegen würden. Stets jedoch sieht man auf Schnitten jeder Art die Endknöpfchen zwischen zwei benachbarten Zellgrenzen im Protoplasma der Zelle liegen (Fig. 1, 4, 5). Ferner weise ich nochmals darauf hin, dass den Endknöpfchen besondere Einbuchtungen der Zellkerne im Allgemeinen entsprechen, was besonders deutlich bei den Endknöpfchen der centralen Achsencylinder der Fall ist. Durch beides wird es zweifellos, dass die Endknöpfchen der Nerven in den EIMER'schen Organen der Maulwurfsschnauze intracellulär endigen. Dies Ergebnis verdient besonders betont zu werden, weil neuerdings eine intracelluläre Endigung von Nervenfasern auf Grund von Untersuchungen, die mit GOLGI's Chromsilberimprägnation ausgeführt wurden, von vielen Forschern völlig abgeleugnet wird. Es giebt kaum ein besseres Objekt als die Maulwurfsschnauze mit den EIMER'schen Organen, um diese Ansichten zu widerlegen.

Mit gewissem Recht könnte man die Zellen, die so im Besitz eines Nervenendknöpfchens sind, zu den wirklichen Tastzellen rechnen. Die Zellen mit den intracellulären Endknöpfchen könnte man nach W. KRAUSE's Vorgang als Terminalkörperchen bezeichnen, eine Eintheilung, die von WALDEYER zweckmäßiger durch eine den physiologischen und auch morphologischen Principien mehr entsprechende ersetzt wurde. Dieser Forscher unterscheidet nämlich im Gegensatz zu den Endigungen in freies Auslaufen der Nervenfäden eine Endigung in oder mit einer Zelle, wobei er bei der Endigung in einer Zelle das Nervenende im Inneren der Zelle liegend annimmt, ohne dass dasselbe mit der Zellsubstanz selbst verschmilzt, während bei der Endigung des Nerven mit einer Zelle dieser mit der Zelle derart verschmilzt, dass seine Substanz in die Zellsubstanz kontinuirlich und ohne Grenze übergeht. In letzterem Falle schlägt er die Bezeichnung »terminale Ganglienzelle« vor. In radikalerer Weise

geht, wie auch WALDEYER schreibt, DITLEVSEN (5) zu Werke, indem er bei Untersuchung der Gefühlsnerven die Annahme freier Endigungen der Gefühlsnerven überhaupt für unerwiesen hält und als einzige Endigungsweise die celluläre gelten lässt.

Bei einer Anzahl von Forschern findet sich die Angabe, dass sie die Nervenendigung innerhalb der Zelle bis in das Kernkörperchen verfolgen konnten.

So ist es LIPMANN (17) gelungen, die Nerven des Hornhautgewebes in den Nucleolis der Hornhautkörperchen endigen zu sehen, wenn auch der Nachweis dieses Verhaltens nicht ohne Schwierigkeit war. Die feinsten Nerven kamen, wie LIPMANN schildert, nicht gerade häufig in genügender Weise zur Anschauung, und gerade in solchen Fällen waren wiederum die Corneakörperchen für die Beobachtung meist nicht günstig. Am besten konnte LIPMANN die Nervenendigung in Nucleolis beobachten an den Präparaten, in denen der Nerv direkt in den Zellkörper selbst einer Hornhautzelle eindrang, während ihm die Verfolgung desselben durch einen Ausläufer hindurch bis an den Nucleolus nicht möglich war. Vor LIPMANN hat HENSEN (13) bereits Nervenendigungen in den Nucleolis der Epithelzellen des Schwanzes der Froschlarven festgestellt, welche Angaben jedoch von anderer Seite nicht bestätigt wurden; KÖLLIKER und EBERTH (6), die sich mit Nachuntersuchung befassten, erhielten nur negative Ergebnisse. Trotzdem hielt HENSEN seine Angaben in einer zweiten Arbeit in vollem Umfang aufrecht.

Da schon EIMER in seiner Abhandlung »Die Schnauze des Maulwurfs als Tastwerkzeug« die Ansicht äußerte, dass solche Nervenendigungen im Kernkörperchen vielleicht auch in der Maulwurfsschnauze gegeben sein könnten, so fühlte ich mich veranlasst, weitere Untersuchungen in dieser Richtung an der Maulwurfsschnauze vorzunehmen. Da hier gerade die Goldchloridmethode zur Untersuchung feinster Nervenendverzweigungen von unschätzbarem Werthe ist, so behandelte ich meine Präparate nach der erwähnten Methode auch zu diesem Zweck. Es ist mir nun wiederholt gelungen, allerfeinste Fädchen aufzufinden, die entweder in continuo, oder aus lauter feinsten Pünktchen zusammengesetzt, eine Verbindung von Endknöpfchen mit Kernkörperchen andeuteten; öfters konnte ich auch diese Fädchen wenigstens bis zum Kern hin verfolgen. Berücksichtige ich aber, dass selbst bei gewissenhaftester und genauester Durchführung der Färbungsmethode feinste Niederschläge oft nicht hintanzuhalten und dadurch Täuschungen möglich sind, ferner, dass nur in selteneren Fällen solche Verbindungsfädchen zu sehen waren, so darf ich meinen Befund in diesem Punkte nicht für einwandfrei erklären. Auch ließ die Beobachtung, dass das Verbindungsfädchen nicht in seinem ganzen Verlaufe in einer Ebene zur Darstellung kam, trotzdem das intracelluläre Nervenendknöpfchen und das Kernkörperchen in gleicher

Ebene lagen, berechtigten Zweifel zu. Die manchmal ungleich hellere Färbung des Verbindungsästchens gegenüber anderer Nervensubstanz, sowohl der Nervenfäden als der Endknöpfchen, ließ eine in tieferer Ebene verlaufende Zellgrenze vermuthen. Es dürfte also bei Berücksichtigung aller dieser Punkte zu gewagt erscheinen, zu erklären, dass ich feinste Verbindungsfädchen von intracellulären Endknöpfchen mit den Kernkörperchen gesehen hätte.

Ich komme jetzt zu den fünf bis sechs runden Körperchen, die RANVIER an der Basis der in die Cutis hineinragenden Epidermiszapfen im Epithel aufgefunden hat, über deren Bedeutung und Wesen er jedoch keine weitere Aufklärung giebt. An intensiver gefärbten Präparaten beobachtet man an der Basis des in die Cutis hineingeschobenen, pufferförmigen, epidermoidalen Fortsatzes des EIMER'schen Organs auf Längsschnitten bei tieferer Einstellung des Mikroskopes vier bis fünf durchaus schwarz gefärbte Zellen, die im Vergleiche zu den neben ihnen gelegenen schlank säulenförmigen Epithelzellen kreisrund sind und den doppelten Breitendurchmesser von letzteren besitzen (Fig. 2). Auf Querschnitten sieht man sie in der Zwei- bis Fünfzahl um den Centralachsencylinder des EIMER-schen Organs herumgelagert (Fig. 2 *tk*) und von den Randachsencylindern nach außen begrenzt.

Welches ist nun ihre Bedeutung? Nachdem ich weder mit der Hämalaun- noch mit der HEIDENHAIN'schen bezw. BENDA'schen Eisenhämatoxylinfärbung zu einem Ziele kam, griff ich auch hier wieder zur Goldimprägnirung und erreichte auch diesmal mit dieser meinen Zweck. Ließ ich nämlich nur auf kürzere Zeit Goldchloridlösung einwirken, so blieben die Zellen in ihrem Inneren ungefärbt; die Zellgrenzen waren schwach rosaroth imprägnirt, jedoch die der Basis des pufferförmigen Fortsatzes zugewendete Hälfte der Zellgrenze durchwegs dunkler als auf der entgegengesetzten Seite. Es war nun zu erforschen, wodurch in jedem Präparate der untere Rand breiter erschien und sich stets dunkler färbte. An sehr dünnen Schnitten sah ich, dass fast senkrecht aus der Tiefe der Epidermis je ein Nervenfaden auf die Zellen hinzutrat und sich dann verbreiternd wie eine Schale um die untere Hälfte dieser Zellen herumlegte. Der untere Rand bestand also aus der Zellhülle und dem becherförmig umliegenden Nerven und erschien desshalb dicker und dunkel gefärbt. Diese Innervationsweise konnte ich nun auf Längsschnitten bei allen diesen Zellen beobachten.

Hier ist also die Verbindung mit dem Nerven auf andere Weise

bewerkstelligt, als bei den übrigen Zellen des Eimer'schen Organs. Doch wird durch die verschiedenen Einrichtungen in beiden Fällen das Gleiche erreicht; hier wie dort kommt es darauf hinaus, den Nerven mit dem Plasma der Zelle auf einer möglichst großen Fläche in Berührung zu bringen: das eine Mal geschieht dies dadurch, dass eine Verdickung der Nervenfaser in die Zelle eindringt und so rings von dem Plasma umgeben wird; das andere Mal liegt das Zellplasma nur auf der einen Seite des Nervenendes; aber dieses ist dafür tellerförmig verbreitert und kommt dadurch in möglichst ausgiebige Berührung mit dem Plasma. Beide Mal ist der physiologische Zweck, durch große Oberfläche der nervösen Organe die feinsten Eindrücke von den Zellen aufnehmen zu können, unverkennbar.

Solche Zellen, die mit einem Nerven in unmittelbarer Berührung stehen, wurden zuerst von Merkel (19) aufgefunden; er glaubt, dass die Nervenfaser in das Plasma der Tastzelle übergeht; Bonnet (3) bestätigte Merkel's Angaben und will den Nerven bis in den Kern verfolgen. Dagegen erkannte Ranvier (21), dass der Nerv sich an die Zelle mit einem Meniscus anlegt; auch Bonnet fand später diesen Meniscus, lässt ihn aber zwischen Zellmembran und Zellkern, also innerhalb der Zelle liegen. Neuerdings hat Scymonovicz (25) mit der Methylenblau-Methode diese Tastzellen untersucht und äußert sich ebenfalls dahin, dass der Meniscus außerhalb der Zelle liege. Er vergleicht sehr passend das Verhältnis von Nervenfaser, Meniscus und Zelle mit Stiel, Fruchtbecher und Nuss bei einer Eichel.

Es erübrigt noch, die Vater-Pacini'schen Körperchen, die Ranvier (22) in der Maulwurfsschnauze zuerst gesehen und erwähnt hat, kurz etwas näher zu betrachten. In der Cutis, unmittelbar unterhalb jeden Tastkegels, findet man zwischen den Fasern des Nervenbündels, das seine Achsencylinder in den Tastkegel hineinsendet, meist ein, selten zwei Vater-Pacini'sche Körperchen. Das markhaltige Nervenbündel, das aus den 19 zur Versorgung des Tastkegels verwendeten Nervenfasern besteht, theilt sich in den meisten Fällen gerade unterhalb des Tastkegels in zwei Hälften, indem je eine Hälfte von links bezw. rechts um das Vater'sche Körperchen herum läuft, dasselbe so in ihre Mitte schließt und dann in den Tastkegel eintritt.

Eine solch vielfältige Innervation, wie ich sie in der Maulwurfsschnauze gesehen habe, wird man kaum in gleichen Hautgebilden bei anderen Thieren mehr finden. Eimer hat berechnet, dass die Tastfläche bei einer Ausdehnung von etwa 30 qmm mehr als 5000 Papillen besitzt, wonach sich bei den Tastkegeln allein eine Gesammtsumme von beiläufig 105 000 Nerven ergiebt, abgesehen von

denjenigen Nerven, welche außerhalb der Tastkegel noch zwischen den Papillen vorhanden sind.

Ihre Bestimmung ist wohl durchwegs auf die Übertragung der feinsten Tasteindrücke gerichtet, die dem Maulwurf auf seinen unterirdischen Wegen bei fast völligem Mangel von Sehvermögen die Ausführung seiner Höhlenbauten und die Erreichung seiner täglichen Nahrung ermöglichen.

Ähnliche Gebilde wie die EIMER'schen Organe der Maulwurfsschnauze fand MOJSISOVICZ (20) bei Condylura cristata und Chrysochloris inaurata, und es ist wahrscheinlich, dass sie der ganzen Familie der »Talpina« zukommen. ARNSTEIN (1) stellt in seinem Aufsatz über »die Nerven der behaarten Haut« eine besondere Abhandlung über die Innervirung der Schnauze von Myogale moschata in Aussicht. Es ist jedoch, wie mir Herr Professor ARNSTEIN in liebenswürdiger Weise brieflich mittheilte, nicht zum Abschluss dieser Untersuchung gekommen, da die Nervenendigungen wegen des Pigmentes, das in dem Epithel in großen Mengen angehäuft ist, nicht aufzufinden waren. Jedoch konnte er sich, wie er weiter schreibt, davon überzeugen, dass auch bei Myogale die EIMER'schen Organe sehr schön ausgebildet und hauptsächlich auf der vorderen und unteren, spärlicher auf der Rückenfläche der Schnauze vertheilt seien; an jeden Epithelzapfen sah er ein Bündel markhaltiger Nervenfasern treten, das sich vor dem Eintritt in die Epidermis in seine Fasern auflöst; die Nerven verlieren ihre Markscheide und steigen als blasse Fädchen ziemlich geradlinig im Epithel empor.

Einen Übergang zu den EIMER'chen Organen glaube ich in der Schnauze von Spitzmäusen (Crocidura leucodon) gefunden zu haben. Dieselbe, im Ganzen betrachtet, stellt die Fortsetzung und Endigung der im Vergleich zur Unterlippe bedeutend verlängerten Oberlippe dar und besteht aus zwei haarlosen, mäßig pigmentirten, mit ihrer Innenfläche zusammenstoßenden und durch den Nasenknorpel gestützten, auf der Außenseite durch eine tiefe Furche getrennten, kuppelartigen Hauttheilen, die vorn, etwas nach außen und unten je eine Öffnung für die Nasengänge besitzen. Diese kuppelartigen Erhebungen habe ich einer genaueren Untersuchung unterworfen und habe bei Betrachtung des ganzen Gebildes auf der Oberfläche ebenfalls wie bei den talpinen Formen mit Lupenver-

größerung feinste Körnelungen wahrnehmen können, die sich auf die Ausdehnung der beiden kuppelartigen Hautausstülpungen bis zum Übergang zu der mit Tasthaaren reichlich besetzten Haut erstreckten. Diesen äußerst feinen Erhebungen entsprechend konnte ich auch auf Durchschnitten in der angegebenen Ausdehnung das Vorhandensein von soliden, deutlich abgegrenzten Epithelcylindern feststellen, die auch gegen die Cutis theils schwächere, theils stärkere, doch überall scharf abgesetzte Fortsätze vorschicken. Letztere werden an ihren Rändern von hohen, aber schmalen, theilweise spindelförmigen Zellen mit eben so langgestreckten Kernen in mehrfacher Übereinanderlagerung umsäumt und sind im Übrigen von gleichmäßigen, runden bis vieleckigen Zellen mit großen Kernen ausgefüllt, während die eigentlichen Epithelcylinder am Grunde zwar noch dieselben runden bis vieleckigen Zellen besitzen, nach oben zu jedoch mehr breitere, abgeplattete und eng auf einander geschichtete Zellen mit eben so abgeplatteten Kernen führen. Dabei bilden die einzelnen Zelllagen flache Bögen, so dass die äußeren Zellen der einzelnen Epithelcylinder im Winkel zu einander zu stehen kommen, wodurch die Abgrenzung dieser recht deutlich hervortritt. Gegen das Bereich der Hornschicht zeigen sich die Kerne nur noch in ihren Umrissen, bis sie ganz verschwinden und von den Zellen nur einzelne Linien die aufgetretene Verhornung anzeigen.

Zur Untersuchung der Nervenvertheilung habe ich die Schnauze gleichfalls mit Goldchlorid nach Ranvier's Methode behandelt. Die sehr zarte Epidermis litt hier beim Liegen in der Ameisensäure während des Reduktionsprocesses einigen Schaden, indem sich das Stratum corneum von den übrigen Schichten der Epidermis theilweise ablöste. Sonst hat mir aber das Goldchlorid auch hier recht gute Dienste geleistet. Die Nerven konnte man im Bereich der Cutis als dicke, schwarzroth gefärbte, markhaltige Stränge leicht verfolgen, in der Epidermis waren sie als schwarze Fädchen von anderen Gebilden wohl zu unterscheiden; auch die Zellen wurden in rosarother Färbung mit deutlicher Erkennung ihrer Grenzen sichtbar; nur die Begrenzungen der Kerne blieben hin und wieder durch das schwarze Pigment, das sich über sie hinlagerte, verborgen.

Zuerst schicke ich nun einen Vergleich über die Art des Nerveneintrittes in die Epidermis bei Spitzmäusen mit den bei anderen von mir untersuchten Thierarten voraus. Zu meinen Untersuchungen benutzte ich weiße und graue Mäuse, Kaninchen, Meerschweinchen, Katzen, Hunde, Füchse, Igel, Fledermäuse, Schweine

und Kälber, und bei diesen allen sah ich die Nervenbündel durch die Cutispapillen in die Epidermis übertreten, während bei Spitzmäusen (Crocidura leucodon) die Art des Nerveneintrittes in die Epidermis den Verhältnissen bei der Maulwurfsschnauze gleicht. Bei letzterer haben wir gesehen, dass die Nervenbündel in die von der Epidermis in die Cutis vorgeschobenen, pufferförmigen Fortsätze eintreten; das Gleiche findet sich bei den Spitzmäusen (Fig. 6). Es werden hier eben so den, wenn auch bedeutend einfacheren, epidermoidalen Fortsätzen an ihrem der Cutis zugewendeten Ende markhaltige Nervenbündel, zum Theil von beträchtlicher Stärke, zugeführt, deren einzelne Nervenfasern als marklose Fädchen in dieselben eindringen. In welcher Art und Zahl die Nervenfäden in dieselben eintreten, ist leider wegen des am Grunde meist reichlicher angehäuften Pigmentes nicht besonders deutlich zu erkennen. Meist sieht man die Nerven in die mit langgestreckten, spindelförmigen Stiftzellen besetzten Ränder der Epidermisfortsätze eintreten und zwischen den Zellen alsdann in die Höhe steigen. Bevor ein Nervenbündel in die Epidermis eindringt, sieht man dasselbe zuweilen noch unterhalb des Fortsatzes in zwei Hälften sich theilen, von denen je eine von der linken bezw. rechten unteren Seite des Fortsatzes in denselben eindringt; zwischen beiden Zügen findet man unterhalb des Fortsatzes ähnlich wie beim Maulwurf ein Vater-Pacini'sches Körperchen eingeschlossen liegen (Fig. 6 *pk*).

Am Grunde der Fortsätze, aber schon innerhalb derselben, sieht man auch, wie in den pufferförmigen Fortsätzen der Maulwurfsschnauze zwei, selten mehr große, runde, meist durch Goldbehandlung sich intensiv schwarz färbende Zellen (Fig. 7 *tk*). Bei weniger intensiv gefärbten Präparaten kann man leicht erkennen, dass man es, analog den Zellen in der Maulwurfsschnauze, hier gleichfalls mit Zellen zu thun hat, an die je ein Nervenfaden herantritt und sich in der Art einer Schale von der unteren Seite um die Zelle herumlegt. Eine strenge Anordnung der marklosen Nervenstämmchen zu einander, sowie eine solche ihres Verlaufes innerhalb der Fortsätze und der eigentlichen Epithelcylinder schien mir eben so wenig zu bestehen, als eine bestimmte Zahl der jeweilig vorhandenen Nervenstämmchen; jedoch konnte ich feststellen, dass sie ebenfalls als nackte Achsencylinder im Epithel ihren Verlauf haben und dabei, eine ziemlich gestreckte Richtung einhaltend, selten eine Theilung in mehrere Nervenfädchen eingehen. Es treten vielmehr eben so, wie ich es in der Maulwurfsschnauze habe feststellen können, von den

nackten Achsencylindern in ziemlicher Regelmäßigkeit bald links, bald rechts feinste Fädchen ab, die unendlich kurz sind und an ihren Enden je ein Knöpfchen tragen. Diese Knöpfchen konnte ich auch in der Schnauze dieser Thiere in eine der jeweilig anliegenden Epithelzellen zwischen Zellgrenze und Kern im Protoplasma eingesenkt finden. Mitunter konnte man das Fädchen auch gar nicht wahrnehmen; es war dann das Knöpfchen mit einer Seite dem Nervenstämmchen dicht angelegt, aber gleichwohl in eine Zelle eingesenkt. Wo die letztere Erscheinung bemerkbar war, dürfte vielleicht das Endfädchen mit dem Knöpfchen in der Richtung gegen das Auge des Beschauers abgetreten sein, so dass das Endfädchen verdeckt blieb und das Knöpfchen dem Nervenfaden direkt aufzusitzen schien. Ich konnte mich also auch in der Schnauze von Spitzmäusen mit Sicherheit davon überzeugen, dass die Knöpfchen nicht Anschwellungen des Nervenfadens, sondern für sich bestehende Gebilde sind, die mit dem Nervenstämmchen noch durch ein allerfeinstes Fädchen in den meisten Fällen in Verbindung treten und nicht zwischen zwei Zellen, sondern innerhalb einer Zelle liegen, wodurch sie befähigt werden, die von der Zelle aufgenommenen Eindrücke durch die Verbindungsfädchen zu den Hauptnervenfäden fortzuleiten. Diese Verzweigung konnte ich nur bis zur vierten oder fünften obersten Zellenlage der Epithelzapfen verfolgen. Hin und wieder war es mir auch möglich, ein mit seinem Stielchen vom Faden losgestoßenes Knöpfchen in den bereits der Verhornung anheimgefallenen Zellen der Epidermis zu erblicken.

Stelle ich zum Schlusse die Ergebnisse meiner Untersuchungen zusammen, so ergiebt sich Folgendes:

Die Eimer'schen Organe in der Maulwurfsschnauze sind solide, epitheliale Gebilde, die sanduhrförmige oder cylindrische Gestalt besitzen. Sie zeigen vom Grunde der pufferförmigen Fortsätze bis zur Oberfläche zelligen Aufbau, wobei die Zellen eine streng regelmäßige Anordnung nicht verkennen lassen. Zu jedem Fortsatz tritt ein markhaltiges Nervenbündel, das sich unmittelbar vor dem Eintritt in das Eimer'sche Organ in seine einzelnen Nervenfasern auflöst. Diese steigen als marklose Achsencylinder theils am Rande der Zellen als Randachsencylinder, theils zwischen zwei Zellen bezw. über die Zellen hinweg als sogenannte Centralachsencylinder bis zur dritten oder vierten obersten Zellenschicht empor. Die Knöpfchen, die auf der Höhe je einer Zellenlage an den Achsencylindern sich

zeigen, sitzen feinsten Fädchen auf, die von den Achsencylindern sich abzweigen, und sind im Protoplasma der jeweilig anliegenden Epithelzelle eingesenkt. Letztere werden dadurch zu besonderen Tastzellen umgebildet.

Am Grunde der Eimer'schen Organe findet eine Differenzirung epithelialer Zellen zu bestimmten Tastzellen in wechselnder Anzahl statt, und zwar dadurch, dass zu den Zellen je eine Nervenfaser herantritt und durch schalenartige Umkleidung der unteren Hälfte derselben einen Tastmeniscus bildet.

Bemerkenswerth für die Eimer'schen Organe bleibt auch, dass man durchwegs unmittelbar unterhalb der pufferförmigen Fortsätze ein bis zwei Vater-Pacini'sche Körperchen von dem in zwei Hälften getrennten Nervenbündel eingeschlossen findet.

In dem Epithelgewebe zwischen zwei Eimer'schen Organen verlaufen in unregelmäßiger Anzahl marklose Achsencylinder, von denen auch seitlich Fädchen abzweigen und deren Endknöpfchen ebenfalls intracelluläre Lage aufweisen.

Einen Übergang zu den Eimer'schen Organen glaube ich in den Schnauzen von Spitzmäusen gefunden zu haben, da auch das Epithel hier deutlich abgesetzte Cylinder erkennen lässt, in denen die Zellen eine bestimmte Anordnung zeigen und die Nerven nach ihrem Eintritt durch die gegen die Cutis vorgeschobenen Epidermisfortsätze in diesen als nackte Achsencylinder verlaufen, wobei ebenfalls seitlich feinste Fädchen abzweigen, die ihr Ende mit einem Knöpfchen innerhalb einer anliegenden Zelle finden. Außerdem sind auch hier wie in der Maulwurfsschnauze am Grunde der Fortsätze epitheliale Zellen durch das Herantreten eines Nervenfadens und die Bildung eines Tastmeniscus zu Tastzellen umgewandelt. Endlich sind noch unterhalb der epidermoidalen Fortsätze die Vater-Pacini'schen Körperchen in der Ein-, selten Zweizahl vertreten.

Tübingen, im Februar 1897.

Litteraturverzeichnis.

1. ARNSTEIN, Die Nerven der behaarten Haut. Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie. Bd. LXXIV. III. Abth. 1876.
2. BETHE, Angabe über ein neues Verfahren der Methylenblaureaktion. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLV.
3. BONNET, Über die MERKEL'schen Tastzellen in der Haut. Ärztl. Intelligenzblatt. München 1885.
4. COHNHEIM, Über die Endigung der sensiblen Nerven in der Hornhaut. VIRCHOW's Archiv für pathol. Anatomie. Bd. XXXVIII.
5. DITLEVSEN, Jahresbericht über die Leistungen der Medicin. 1876. Citirt von WALDEYER.
6. EBERTH, Über Nervenendigungen in der Haut. Sitzungsber. Naturforschende Gesellsch. Halle a/S. 1892.
7. EHRLICH, Über die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Deutsche medicin. Wochenschrift Nr. 4. 1886.
8. EIMER, Die Schnauze des Maulwurfs als Tastwerkzeug. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. VII.
9. Derselbe, Über die Nervenendigung in der Haut der Kuhzitze. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. VIII. 1871.
10. FLEMMING, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen.
11. VAN GEHUCHTEN, Les terminaisons nerveuses libres intraepidermiques. Verhandlungen der anatom. Gesellsch. 6. Versamml. in Wien 1892.
12. HEIDENHAIN, Über Kern und Protoplasma. Festschrift für KÖLLIKER. 1892.
13. HENSEN, Über die Endigungen der Nerven im Schwanze der Froschlarven. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. IV.
14. HOGGAN, Neue Formen von Nervenendigungen in der Haut von Säugethieren. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXIII.
15. JOBERT, Contribution à l'étude du système nerveux sensitif. Journ. de l'anat. et de physiolog. Paris 1870—1871.
16. JOSEPH, Über Zellen und Nerven der kompakten Knochensubstanz. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. VI.
17. LIPMANN, Über die Endigungen der Nerven im eigentlichen Gewebe und hinteren Epithel der Hornhaut des Frosches. VIRCHOW's Archiv für path. Anatomie.
18. MERKEL, Über die Endigung der sensiblen Nerven in der Haut von Wirbelthieren. Rostock 1880.
19. Derselbe, Tastzellen und Tastkörperchen bei den Hausthieren und bei den Menschen. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XI. 1876.
20. v. MOJSISOVICZ, Über die Nervenendigung in der Epidermis der Säuger. II. Sitzungsberichte der kaiserl. Akad. der Wiss. zu Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. LXXIII. 1876.
21. RANVIER, Nouvelles recherches sur les organes du tact. Comptes rendus. XCI. 1880.
22. Derselbe, On the Terminations of Nerves in the Epidermis. Quart. Journ. of Microsc. Science. N. S. XX. 1880.
23. RETZIUS, Einige Beiträge zur Kenntnis der intraepithelialen Endigungsweise der Nervenfasern. Biolog. Untersuchungen. N. F. Bd. VI. 1894.

24. Retzius, Über die sensiblen Nervenendigungen in den Epithelien bei den Wirbelthieren. Biolog. Untersuchungen. N. F. Bd. VI. 1894.
25. Scymonovicz, Beiträge zur Kenntnis der Nervenendigungen in den Hautgebilden. Archiv für mikr. Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. XLV, 4. Heft.
26. Schwalbe, Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1887.
27. Waldeyer, Über die Endigungsweise der sensiblen Nerven. (Nach Untersuchungen von Dr. Izquierdo.) Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XVII.

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

ca, centraler Achsencylinder;
ek, Endknöpfchen eines Nervenästchens;
pk, Vater-Pacini'sche Körperchen;
ra, Randachsencylinder;
tk, Tastkörperchen.

Tafel I.

Fig. 1. Eimer'sches Organ aus der Maulwurfsschnauze im Längsschnitt. Vergr. 450fach.

Fig. 2. Querschnitt durch den pufferförmigen Fortsatz des Eimer'schen Organs, mit Tastzellen; die schwarzen Punkte sind Nervenquerschnitte. Vergr. 560fach.

Fig. 3. Tastzellen im Grunde des Eimer'schen Organs aus der Maulwurfsschnauze. Vergr. 700fach.

Fig. 4. Querschnitt durch ein Eimer'sches Organ, auf halber Höhe der Epidermis. Vergr. 560fach.

Fig. 5. Querschnitt durch ein Eimer'sches Organ, mit Hämalaun gefärbt; die hier schwarz gezeichneten Nervenendknöpfchen erschienen auf dem Präparate ungefärbt. Vergr. 560fach.

Fig. 6. Nervenvertheilung in der Schnauze der Spitzmaus. Vergr. 500fach.

Fig. 7. Tastzellen im Grunde eines Epidermisfortsatzes aus der Spitzmausschnauze. Vergr. 500fach.

Die Ausfuhrwege der Harnsamenniere des Frosches.

Von

Oscar Frankl.

(Aus dem Laboratorium der I. anatomischen Lehrkanzel
Prof. ZUCKERKANDL, Wien.)

Mit Tafel II.

Als ich im Verlaufe meiner Studien über das Urogenitalsystem der Wirbelthiere von ungefähr das Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere von VOGT und YUNG[1] durchsah, fiel mir darin eine Stelle besonders auf. Die Autoren beschreiben den Weg, welchen bei den Amphibien der Same vom Hoden durch die Niere in den Harnsamenleiter nimmt: »Die reifen Spermatoblasten, die in den Hodenröhrchen enthalten sind, gehen in die Kanäle über, welche im Parenchym der Niere verlaufen. Dieser Verlauf ist sehr schwer zu verfolgen und erheischte wohl weitere Untersuchungen, die wir nicht angestellt haben....« Mit Bestimmtheit sagen sodann die Autoren von den Anuren, wofür auch ein Schema vom Frosche beigefügt ist, Folgendes: »Nachdem diese Querkanälchen die Nierensubstanz in ihrer ganzen Breite durchsetzt haben, münden sie in den, an den äußern Rand der Niere verlaufenden Harnleiter, ohne in irgend eine Verbindung mit den eigentlichen MALPIGHIschen Körperchen zu treten. Der Same wird so durch den Harnleiter in die Kloake eingeführt und von dort .... bei der Begattung ausgespritzt.«

Die Negirung des Zusammenhanges der Ductus efferentes des Hodens mit den MALPIGHI'schen Körperchen der Niere, welcher für Coecilien und Urodelen eben so bestimmt zugegeben wird, fiel mir

[1] VOGT und YUNG, Praktische vergleichende Anatomie. Braunschweig 1889—1894.

auf und regte mich an, die Sache speciell einer eingehenden Untersuchung zu würdigen. Die von mir durchgesehene, auf dieses Thema Bezug nehmende Litteratur schwoll zwar von Tag zu Tag an, konnte mir aber doch nicht entscheidend Aufschluss geben; und so entschloss ich mich, die günstige Frühjahrszeit zu benutzen und wenigstens am Frosch, da anderes Material in ausreichender Menge mir nicht zur Verfügung stand, der Frage an den Leib zu gehen. Dass der einzige Weg hierzu die Injektion sei, war mir von vorn herein klar.

So will ich denn in den folgenden Blättern die Technik der Injektion und deren Ergebnisse beschreiben; doch kann ich mir nicht versagen, vorher Einiges über den derzeitigen, und zwar den allerneuesten Stand unserer entwicklungsgeschichtlichen und morphologischen Anschauungen der Amphibienniere zu referiren, ohne freilich dieselben als ganz unumstößlich hinstellen zu wollen. Haben ja doch gerade in der letzten Zeit die Angaben SEMON's[1] lebhafte Anfechtung erfahren. Gleichwohl folge ich denselben, nicht etwa, weil ich sie nachgearbeitet, sondern weil plausiblere und gleich gründlich durchdachte Arbeiten gerade auf diesem Gebiete bislang fehlen. Ich schalte diesen, wenngleich sehr kurzen Überblick, der sich demnach an SEMON's geistvolle Studie an Ichthyophis, sowie an die Arbeiten von BRAUN[2] und HOFFMANN[3] anlehnt, an dieser Stelle ein, weil ich an diese Prämissen später meine Folgerungen zu schließen gedenke.

Entwicklungsgeschichtliches.

Der MALPIGHI'sche Körper der Vorniere ist nichts Anderes als das abgeschnürte Leibeshöhlendivertikel mit seinem Glomerulus. Doch hat sich an einer Stelle eine offene Kommunikation mit der unsegmentirten Leibeshöhle, dem Cölom, erhalten; es ist dies der Außentrichter der Vorniere (SEMON). Das MALPIGHI'sche Körperchen der Urniere ist nach HOFFMANN als blasig aufgetriebene Kanalstrecke des Urnierenkanälchens aufzufassen, in die ein Gefäßknäuel eingestülpt ist. Auch BRAUN beschreibt Ähnliches von den Reptilien, in-

---

[1] R. SEMON, Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems bei den Wirbelthieren. — Über die morphologische Bedeutung der Urniere etc. Anat. Anz. Bd. V. 1890. — Notizen über den Zusammenhang der Harn- und Geschlechtsorgane bei den Ganoiden. Morphol. Jahrb. 1891.

[2] M. BRAUN, Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien.

[3] C. K. HOFFMANN, Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886. — Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien.

dem er sagt, dass derjenige Theil des Urnierenkanälchens, welcher der Aorta am nächsten ist, sich einstülpt und zum MALPIGHI'schen Körper wird. Nach SEMON's trefflichen Untersuchungen an Ichthyophis glutinosus sind wir bemüßigt, uns zu einer anderen Anschauung zu bequemen: »Von den Vornierenkanälchen spaltet sich eine zweite Generation ab, die Urnierenkanälchen. Eben so spaltet sich der MALPIGHI'sche Körper der Vorniere in einen ventralen und dorsalen Abschnitt. In den ersteren münden die Vornierenkanälchen, in den letzteren die Urnierenkanälchen ein..... Indem sich aber an das Auftreten der dorsalen Generation von Exkretionskanälen bald eine fortschreitende Rückbildung der ventralen und eine Umbildung des MALPIGHI'schen Körperchens der letzteren in Nebenniere anschließt, kann das Keimdrüsensekret nur noch durch die dorsalen, unverändert gebliebenen MALPIGHI'schen Körperchen, die der Urniere, fließen.«

Die Sache verhält sich demnach so: Aus dem ventralen Theil des abgeschnürten Leibeshöhlendivertikels nebst seinem Glomerulus wird die Nebenniere, während der dorsale Theil als MALPIGHI'sches Körperchen der Urniere persistirt.

Es erübrigt nun bloß noch, über den Zusammenhang des vom Cölomepithel abstammenden Keimwulstes mit dem MALPIGHI'schen Körperchen zu sprechen. Ein solcher besteht nach SEMON's Untersuchungen zwischen dem MALPIGHI'schen Körper der Vorniere und dem Keimepithelwulst ohne Zweifel. Nach Spaltung des Leibeshöhlendivertikels (MALPIGHI'sches Körperchen der Vorniere) in zwei Theile, dessen ventrales Derivat eben Nebenniere wird, stellen sich die Dinge in folgender Weise dar. Vom dorsalen Derivat, dem nunmehrigen MALPIGHI'schen Körper der Urniere, geht ein Strang ab, Segmentalstrang genannt; von diesem zweigt ein Ast zur Keimdrüsenanlage ab, der Sexualstrang, indess ein zweiter zur Nebenniere geht, daher sein Name Nebennierenstrang. In diesem letzteren dokumentirt sich klar die einstige Verbindung des MALPIGHI'schen Körperchens der Vorniere mit dem Keimepithelwulst.

Von den Anuren speciell beschreibt HOFFMANN die Entwicklung der Verbindungen der MALPIGHI'chen Körperchen mit der Geschlechtsdrüse mittels der »Genitalkanäle«. Aus diesen wird, wie ja selbstverständlich, das spätere intra- und extratestikuläre Hodennetz. Ihrer Bedeutung nach sind die oben genannten Stränge nichts Anderes als Derivate der ursprünglichen Verbindung zwischen Nephrotom und Seitenplatten (SEMON).

Endlich wäre noch daran zu erinnern, dass beim Amphibienembryo der Außentrichter der Urniere eben so ins Cölom mündet, wie jener der Vorniere.

Morphologisches.

Nach Darlegung des heutigen Standes der Meinungen über die allgemeinen Entwicklungsvorgänge erscheint es mir wünschenswerth, Einiges darüber zu referiren, wie sich die Autoren über den Zusammenhang der ausführenden Geschlechtswege mit dem Malpighischen Körperchen beim erwachsenen Thiere aussprechen.

Was die Anuren anlangt, sind die Meinungen der Forscher vollkommen different.

Bidder[1] wusste schon (1846), dass das Sperma, nachdem es den Hoden verlassen, die Ductus efferentes und durch Vermittelung derselben die Niere passiren müsse, um in die Kloake zu gelangen.

Bronn[2] weiß über die Vereinigung der Vasa efferentia mit den Harnkanälchen keine übereinstimmende Angaben wiederzugeben. Die Unklarheit der Begriffe vermehren nur noch die einander diametral entgegenstehenden Angaben Hyrtl's[3] und Heidenhain's[4].

Hyrtl (1863), der auf Grund von Injektionspräparaten urtheilt, sagt in seiner kurzen Abhandlung Folgendes: »An einer oder der anderen Niere findet man die Gruben (sc. der Malpighi'schen Körperchen) mit Masse ausgefüllt, welche nicht bloß die Kapseln der Malpighi'schen Körperchen einnimmt, sondern auch in die Ausführungsgänge der Hoden eindringt, welche bekanntlich bei Fröschen in diese Kapseln einmünden.« Doch betont im Weiteren Hyrtl nachdrücklichst, es sei ihm nie gelungen, alle Kapseln vom Ureter aus zu injiciren, sondern bloß die oberflächlichen, von denen allein er auch annimmt, dass sie zu den Hodenausführungsgängen in Beziehung stehen. Allerdings muss man damit zusammenhalten, dass Hyrtl mit einer für die feinen Strukturen der Amphibienniere allzu groben Masse arbeitete, wenngleich man sagen muss, dass seine

---

[1] Bidder, Männliche Geschlechts- und Harnwerkzeuge der nackten Amphibien. Dorpat 1846.

[2] Bronn's Thierreich. Bd. Amphibien. Leipzig und Heidelberg 1873—1878.

[3] Hyrtl, Über die Injektion der Wirbelthierniere und deren Ergebnisse. Wiener Sitzungsberichte der kais. Akad. der Wissensch. Bd. XLVII. 1. Abth.

[4] Heidenhain, Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Niere. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. X. 1874.

Injektionen nicht bloß für jene, sondern für alle Zeiten als mustergültig, ja geradezu als vollkommen angesehen werden müssen, — wohlgemerkt, für den mit der Lupe arbeitenden Untersucher, nicht den Mikroskopiker. Doch soll darüber später noch ausführlicher gesprochen werden.

HEIDENHAIN (1874) ist anderer Meinung. Was BIDDER für die Tritonenniere beschrieben hat, dass nämlich in jede MALPIGHI'sche Kapsel an der dorsalen Seite ein Samenkanälchen einmünde, kann er weder für Triton, noch für die Batrachier bestätigen. Mit vollster Bestimmtheit sagt er: »Für mich ist es ganz sicher, dass in dem zweifellos den Harn bereitenden Theil der Niere von einer Verbindung der MALPIGHI'schen Kapseln mit den Samenwegen nicht die Rede ist; sie findet erst in den großen Ausflussröhren des Harns statt.« Die aus dem Hoden führenden Kanäle seien an der Nierenoberfläche, und zwar an der ventralen durch Druck des Hodens leicht ersichtlich zu machen.

Dazu ist nur zu bemerken, dass HEIDENHAIN sich einer Untersuchungsmethode bedient hat, die geeignet ist, ein exquisit physiologisches, nicht aber ein anatomisches Resultat zu liefern. Ich meine die bekannte Fütterung mit indoxylschwefelsaurem Natron.

Auch ECKER[1] leugnet in seiner bestbekannten Arbeit den Zusammenhang der Samenwege mit den MALPIGHI'schen Kapseln, und schließt sogar daran die Bemerkung, dass bei Rana sich das Bestreben von Seiten der Samenwege, sich von den Harnwegen zu emancipiren, geltend mache, was dann bei Bombinator und Discoglossus, insbesondere aber bei Alytes weiter gedeiht.

Zum Schlusse will ich noch die Worte SPENGEL's[2] wiedergeben, welcher sagt: »Ich habe viel Mühe darauf verwendet, zu ermitteln, welche von den einander so widersprechenden Angaben HYRTL's und HEIDENHAIN's die richtige ist. So sehr ich dafür eingenommen war, diejenige HYRTL's für die richtige zu halten, so entschieden muss ich die HEIDENHAIN'sche bestätigen. Obwohl sich sehr schnell der Harnleiter mit der weißen Samenmasse füllte, fand ich doch niemals eine Spur derselben in den MALPIGHI'schen Körperchen.«

Diese einander vollkommen widersprechenden Angaben bewogen

---

[1] A. ECKER, Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864.

[2] J. W. SPENGEL, Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut zu Würzburg. Bd. III. — Die Segmentalorgane der Amphibien. Verhandlungen der physikalisch-medicinischen Gesellschaft zu Würzburg. Bd. X. 1874.

mich also, der Frage meine Aufmerksamkeit zuzuwenden, und ich that dies nicht bloß, indem ich allein der Litteratur noch weiter nachging, um zu erfahren, was über die Verbindung der Malpighischen Kapseln mit den Samenwegen bei Fischen, Coecilien und Urodelen bereits bekannt und beschrieben sei, sondern, indem ich die Niere des Frosches, des mir am leichtesten zu erlangenden Anuren, eingehender Untersuchung würdigte. Den Weg, welchen ich hierbei verfolgte, will ich nun in den folgenden Zeilen kennzeichnen.

Technik.

In unserem Museum befinden sich Injektionspräparate von Fisch- und Amphibiennieren, die noch von Hyrtl's Hand herrühren: Die letzten Reste, wohl auch nicht die besten Exemplare jener Menge von Präparaten, die derzeit allenthalben in der Welt zu finden sind, — der berühmten Hyrtl-Injektionen. Mit der Lupe betrachtet zeigen freilich auch diese Präparate, wie groß die Kunst des Injektors gewesen sei. Allein das mir vorliegende Präparat der Niere von Rana erscheint mir nicht, vielleicht sollte ich sagen nicht mehr für exakte wissenschaftliche Studien geeignet. Aus ihm allein wäre Hyrtl's Aussage über den bereits mehrfach gedachten Zusammenhang nicht klar, und dürften ihn hierzu andere Präparate bewogen haben, die indess mir nicht zu Handen sind.

Die Masse, mit welcher Hyrtl injicirte, bestand aus Kremserweiß oder Chromgelb, mit Terpentinöl oder Schwefeläther verrieben. Die Objekte wurden nach der Injektion getrocknet, von der Oberfläche wurde ein mäßig dünner Schnitt genommen und auf schwarzem Holz unter Glas aufgelegt. Mir aber erschien es unbedingt nothwendig, Injektionen zu machen, welche die mikroskopische Untersuchung gestatten, und so machte ich denn Leiminjektionen der Froschniere. Da meine Injektionsmasse vom gebräuchlichen Recept in einigen Punkten abweicht, will ich hierbei ein wenig verweilen.

Ich lasse 10—15 Platten feinster Gelatina animalis, die ganz durchsichtig sein muss, einen Tag lang in Wasser aufquellen. Am nächsten Tag setze ich der weichen Masse das gleiche Quantum Glycerin zu, koche durch kurze Zeit, setze sodann 4—5 Gramm koncentrirter Sublimatlösung zu und filtrire durch ein nicht zu grobmaschiges Linnen. Die so gewonnene Glyceringelatine lasse ich erstarren, fertige am nächsten Tage eine kalte Lösung von löslichem

Berlinerblau in Wasser im Verhältnis von 1 : 20 an, setze es der erwärmten Glyceringelatine zu, erwärme beide mit einander noch eine Weile und filtrire abermals durch ein Linnen. Wenn die nunmehr fertige Injektionsmasse etwas erkaltet ist, senke ich an einem Faden einen großen Thymolkrystall in die noch halb flüssige Masse, welche so geradezu Jahre hindurch aufbewahrt werden kann. Beim Gebrauche mäßig erhitzt wird sie bald schön dünnflüssig, leistet — so viel mir bekannt — allen üblichen Konservirungs- und Fixirungsmitteln Widerstand und hat die gute Eigenschaft, während des Injektionsaktes nicht leicht zu erstarren. Das zu injicirende Gewebe braucht daher nicht erwärmt zu werden.

Will man die Masse roth haben, so nimmt man als färbende Lösung 1 : 20 Karmin. Alles Andere bleibt sich gleich.

Zur Injektion verwendete ich gut entwickelte Frösche, an denen der Frühling 1896 nicht eben arm war; an den kräftigen Exemplaren ist der sonst allzu dünne LEYDIG'sche Gang doch von annehmbarer Dicke. Ich tödtete die Thiere mit Chloroform, schnitt das Abdomen auf, legte das Objekt in physiologische Kochsalzlösung und führte nach Ablauf des höchsten Grades der Todtenstarre die Kanüle meiner Spritze in den LEYDIG'schen Gang ein.

Die Spritze zu dieser und allen ähnlichen Arbeiten sei klein, handlich, — am besten ist es, sich einer gewöhnlichen Ohrenspritze aus Hartgummi zu bedienen. Dieselbe hat den Vortheil, dass man bei einmaligem, kurzem, aber energischem Drucke auf den Stempel die Masse durch längere Zeit aus der Kanüle spritzen sehen kann, so lange, bis das innerhalb der Spritze aufgespeicherte Druckquantum, oder, wenn man will, die entbundenen Elasticitätskräfte der Kautschukwand aufgezehrt sind. Dieses Vorgehen gab mir immer gute Resultate und schützte mich vor Extravasaten.

Parenchymatöse Injektionen in die Niere ergeben ganz konstant, wie auch schon HYRTL wusste, Veneninjektionen. Auf eine halbwegs verlässliche Injektion der Harnkanälchen kann man hierbei nicht rechnen.

Ich habe die Technik der Injektion etwas genauer geschildert, weil dieselbe dem Leser auch für andere, ähnliche Arbeiten einiges Wissenswerthe in sich bergen dürfte. Und nun will ich an die Schilderung der Injektionsresultate und deren Erläuterung gehen.

Resultate der Injektion.

Die Kombination, auf Grund derer ich die Injektion des Leydig-schen Ganges beim Frosch ausführte, war folgende:

Wenn ich den Ductus urospermaticus injicire, muss die Injektionsmasse in die Harnkanälchen der Niere eindringen, denn dieselben münden in jenen. Aber auch in den Kanälchen, welche vom Hoden kommend, die Niere durchsetzen, und die ich der Bequemlichkeit halber fortan nur Querkanäle nennen will, muss sich Injektionsmasse finden, denn auch sie münden in den Leydig'schen Gang. Weiter muss ich, vorausgesetzt das Gelingen der Injektion, mit der Masse bis in den Hoden emporgelangen, natürlich auf dem Wege der Ductus efferentes. Ist damit aber schon irgend etwas über die Kommunikation der Samenwege mit den Malpighi'schen Körperchen der Niere gesagt? Gewiss nicht! Denn sind die beiden Wege von einander vollkommen getrennt, so können Nieren- und Hodenkanälchen zugleich, aber von einander ganz unabhängig injicirt werden, ohne dass zwischen beiden in der Niere ein nachweislicher Zusammenhang besteht. Wenn aber ein solcher besteht, so müssen sich bei der mikroskopischen Untersuchung der Niere die Kommunikationen zeigen.

Meine Voraussetzungen bestätigten sich vollinhaltlich. Wenn die Spritze im Leydig'schen Gang festgebunden ist, was durch die distal gelegene Erweiterung desselben, die sogenannte Samenblase, wesentlich erleichtert wird, so genügt ein leichter Druck auf den Spritzenstempel, um die Niere in ihrem unteren Antheil blau zu färben; bald sieht man tief blaue Streifen quer über die Oberfläche des Organs laufen, die sich, wenngleich unter Krümmungen, auf das Mesorchium fortsetzen, und in ungemein zierlichen Figuren schießen am weißen Hoden blaue Sterne und Punkte auf. Dieser, vielmehr noch die Nieren, werden bei weiterer Fortsetzung der Injektion stets diffuser blau, was man aber nur bis zu einem mäßigen Grade geschehen lassen soll.

Ich fixirte sodann die Objekte in Pikrinsublimat, härtete in Alkohol, färbte sie mit Kochenillealaun und zerlegte sie endlich in vollständige Schnittserien. Und nun der mikroskopische Befund:

Injektionsmasse in den Hodenampullen sowie in den intratesticulären Hodenkanälen, und zwar typisch die Masse central, wandständig die massenhaften Spermatozoen, respektive an einzelnen Objekten Spermatoblasten. Die extratesticulären Hodenkanäle, das

sogenannte Hodennetz, zeigt den gleichen Inhalt. Am medialen Rande der Niere angelangt, erweitert sich an einzelnen Schnitten der Ductus efferens, beziehungsweise der die Ductus efferentes verbindende Längskanal zu den sogenannten Ampullen, welche gleichfalls mit Injektionsmasse gefüllt sind. Und nun sieht man an vielen Schnitten den Querkanal durch die Niere laufen, zwar nicht rein quer, sondern in leichtem Bogen, etwa so, wie die halbschematische Zeichnung (Fig. 1) es andeutet, gegen den lateralen Rand der Niere, woselbst derselbe in den Leydig'schen Gang einmündet. Der Querkanal ist immer mit Berlinerblau gefüllt. Die Anzahl der Querkanäle ist großen Schwankungen unterworfen; Spengel nimmt die Zahl der Hodenausführungsgänge als 18 an. Nach meinen Präparaten schwankt dieselbe zwischen 5 und 18.

Wenn man die Schnittserien durchsieht, merkt man, dass nicht bloß sagittal verlaufende Harnkanälchen, von der ventralen Nierenfläche zur dorsalen ziehend, in die Querkanäle einmünden, sondern dass von der dorsalen Seite der Malpighi'schen Körperchen Kanäle gegen die dorsale Nierenfläche ziehen, dieselbe aber nicht erreichen, und entweder in den Querkanal einmünden, oder öfter eine Strecke vor demselben aufhören. An den entsprechenden weiteren Schnitten sieht man dann mühelos das fehlende Stück, und es bedarf durchaus nicht der Anfertigung eines Modells, sondern einige wenige Zeichnungen auf einander folgender Schnitte genügen, die Kommunikation der Malpighi'schen Kapsel mit den Querkanälen mittels sagittaler, mit Injektionsmasse erfüllter Kanäle darzuthun (Fig. 3). Ich schlage demnach vor, diese Kanäle als Sagittalkommissuren zu bezeichnen.

Der Ductus efferens des Hodens tritt, wie oben erwähnt, am medialen Rande der Niere in das Parenchym ein. Da er jedoch auf der ventralen Seite an die Nierenoberfläche tritt, und der intrarenal liegende Querkanal näher der dorsalen als der ventralen Fläche der Niere zu liegen kommt, wird es begreiflich, dass das Anfangsstück des Querkanals die Krümmung der Nierenoberfläche an der medialen Schmalseite mitmacht, wie dies aus Fig. 1 ersichtlich ist.

Vor Beginn dieser Krümmung, also unmittelbar nach dem Eintritt des Kanals in die Niere, geht ein ventraler, fast rein quer verlaufender Kanal ein kurzes Stück, etwa $^1/_5$—$^1/_4$ der Nierenbreite ins Parenchym (in Fig. 1 mit x bezeichnet), und Injektionen beweisen, dass auch dieser Kanal, für dessen Bezeichnung ich die Worte ventraler Querkanal wählen möchte, mit einigen wenigen, ventral

und medial gelegenen MALPIGHI'schen Körperchen zusammenhängt. Diese MALPIGHI'schen Körperchen sind es, von welchen vermuthlich HYRTL unter der Bezeichnung »ventrale Reihe« spricht. In Fig. 1 habe ich die drei bis vier ventralen MALPIGHI'schen Körperchen, welche bis *xx* reichen würden, der Einfachheit halber nicht eingezeichnet.

Nun könnte Jemand sagen, die Resultate einer solchen Injektion seien nicht beweisend, weil durch die vis a tergo die Injektionsmasse an Stellen gedrängt worden sei, an die sie unter normalen Verhältnissen nie hätte gelangen können. Ein Anderer könnte mir vielleicht gar das Wort entgegenhalten, das so viel sagt und so wenig bedeutet, und jedweder mikroskopischen Injektion, die Einem nicht gelegen ist, vorgehalten wird: das Extravasat. Abgesehen davon, dass Extravasate, Gewebsrupturen u. dgl. m. sich mir gewiss in den Präparaten augenfällig gezeigt hätten, da ich auch darauf prüfte, machte ich mir selbst als strenger Beobachter den gleichen Einwand. Doch gelang es mir, denselben auf folgende Weise abzuwehren.

Ich nehme den Frosch, der eben im Coitus begriffen ist, vom Weibchen, tödte ihn und injicire ihn entweder gar nicht, oder bloß die Niere der einen Körperhälfte, schneide das Organ in Serien und färbe es mit Hämatoxylin, welches, wie bekannt, geradezu ein Reagens auf Froschspermatozoen ist und dieselben intensiv violett färbt.

Es zeigt sich nun in Folge der natürlichen Injektion das Sperma in all den Wegen, welche zuvor bei der Injektion als Samenwege blaue Masse enthalten hatten. Die Querkanäle vollgepfropft mit violetten Samenfäden, eben so die Sagittalkommissuren, oft genug finden sich Spermatozoen in den MALPIGHI'schen Kapseln, zumal in denjenigen, welche dem ventralen Querast entsprechen. Dieser selbst ist fast überall mit Sperma angefüllt.

Freilich enthalten nicht alle MALPIGHI'schen Körperchen Spermatozoen, obwohl zuvor alle eine Kommunikation mit dem Querkanale und Injektion ihrer Kapseln zeigten. Aber das ist auch gar nicht anders zu erwarten. Der Spermastrom nimmt einen möglichst geraden Weg, und nur wenn er ganz besonders reichlich ist, oder wenn eine vis a tergo ihn hemmt, wie zum Beispiele eine komplete Anschoppung des unteren Theiles des LEYDIG'schen Ganges mit Sperma oder Injektionsmasse, ergießt sich das Sekret bis in die MALPIGHI'schen Kapseln. Doch auch in gar nicht injicirten Objekten, die Thieren zur Brunstzeit entnommen sind, findet man zuweilen

Spermatozoen in den MALPIGHI'schen Kapseln, wofern nur der Spermastrom genügend stark ist.

Besonders klar ist das Bild, wenn an injicirten Objekten ein Bezirk von der Injektion frei geblieben ist. Hier handelt es sich denn allerdings um Folgen des Druckes, ohne dass aber irgend eine Extravasation im Spiele wäre. Ein solches MALPIGHI'sches Körperchen mit dem Anfang der Sagittalkommissur habe ich auch in Fig. 5 wiedergegeben.

Interessant ist auch der Befund an Objekten, die bei reichem Spermastrom injicirt wurden. Es zeigt dann der mikroskopische Schnitt die Interferenz, respektive Konkurrenz der beiden Massen. In den breiten Querkanälen vermengen sie sich, während in den engeren Fährten die eine die andere vor sich herschiebt.

Dem denkenden Leser drängt sich hier natürlich die Frage auf: Wie sind die oben dargelegten Befunde zu deuten, wie verhalten sie sich zu den bisher gemachten Angaben, und welche Analogien lassen sich zu den Verhältnissen an anderen Thieren finden? Indem ich an die Beantwortung dieser Frage gehe, will ich vorher nur das Eine bemerken. Auf rein histologische Weise lassen sich solche Dinge nicht abthun; die vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Betrachtung im Vereine mit der Anwendung aller modernen technischen Hilfsmittel vermögen für sich das Recht in Anspruch zu nehmen, der Lösung solcher Fragen näher gerückt zu sein.

Mit der Erfahrung, dass beim Frosche eine vollständige Kommunikation zwischen MALPIGHI'schen Körpern der Niere und den Samenwegen dauernd bestehe, fällt von selbst die Angabe ECKER's, dass Rana die Reihe derjenigen Anuren eröffne, bei welchen sich die Samenwege von den Harnwegen loszulösen beginnen. Ich bin vielmehr geneigt, Rana in Bezug auf den Urogenitaltract auf eine morphotisch tiefere Stufe zu stellen.

Bei Coecilien setzt sich, wie bekannt, je ein Ductus efferens immer nur mit einem, und zwar dem primären MALPIGHI'schen Körperchen in Verbindung, welch letzteres dann vom Sperma durchflossen wird (SPENGEL, SEMON). Dadurch bleibt die Segmentirung der Niere auch beim geschlechtsreifen Thiere deutlich erkennbar.

Bei Urodelen verwischen sich die Verhältnisse in so fern, als keines der MALPIGHI'schen Körperchen überschlagen wird, sondern sämmtliche ventralen Kanäle jedes Nierensegmentes besitzen Sexualstränge, wie SPENGEL sich ausdrückt. Dabei finden sich im

Geschlechtstheile der Niere auch mehr MALPIGHI'sche Körperchen, als der Anzahl der Urwirbel entsprechen sollten. Zu besonders reichlicher sekundärer Vermehrung der MALPIGHI'schen Körper kommt es in der Beckenniere.

Was die Anuren betrifft, so ist es nur bei Bufo sichergestellt (SPENGEL), dass sich eben so wie bei den Urodelen und Coecilien das Sperma aus dem Längskanal in die bei Bufo zahlreich vorhandenen Querkanäle und durch Vermittelung derselben in die MALPIGHI'schen Kapseln ergießt. Sodann muss es, um in den LEYDIG'schen Gang zu gelangen, die betreffenden Harnkanälchen ihrer ganzen Länge nach passiren und in die Sammelröhren einströmen. Doch stehen bei Bufo wie bei den Gymnophionen nicht alle, sondern nur die primären Urnierenkanälchen mit der Keimdrüse in Verbindung (SEMON).

Die Litteratur lehrt mich, dass bei Bombinator und Discoglossus die Trennung der beiden Systeme, der Harn- und der Samenwege, weitergedeihe, bis sich dieselben endlich bei Alytes von einander fast vollständig isoliren. Ich bin, aufrichtig gestanden, nicht sehr geneigt, diesen Angaben vollständig Glauben zu schenken, da keine auf Grund subtiler mikroskopischer Arbeiten gemacht worden ist. Ich behalte mir jedenfalls vor, diese Frage noch näher zu untersuchen, sofern es die Gunst äußerer Verhältnisse gestatten sollte.

Halten wir nunmehr noch Umschau über das, was von den Fischen in Bezug auf das in Rede stehende Kapitel bereits sichergestellt ist, so wäre Folgendes zu erwähnen.

SEMPER's[1] Verdienst ist es, die Urogenitalbildung der Plagiostomen vollkommen sichergestellt zu haben, und zwar gelang ihm dies bei Chiloscyllium, Mustelus, Squatina vulgaris, Scymnus lichia, Centrophorus granulosus und Acanthias. An diesen Thieren gelang es ihm nachzuweisen, dass das Sperma aus den Ductus efferentes des Hodens in die MALPIGHI'schen Kapseln fließen müsse, bevor es die Niere verlasse.

Bei Ganoiden findet SEMON, dass im Gegensatz zu Selachiern und Coecilien eine große Menge von MALPIGHI'schen Körperchen mit dem Keimdrüsennetz in Verbinndung stehen, und deutet dies in der Weise, dass sekundär entsprechend der riesigen Vergrößerung

---

[1] SEMPER, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institute zu Würzburg. Bd. II. 1876.

der Keimdrüsen ein viel größerer Antheil der Niere zu der Leistung der Abfuhr herangezogen werde.

Nach den von mir erhobenen Thatsachen wäre ich geneigt, über den von mir untersuchten Vertreter der Anuren, den Frosch, Folgendes auszusagen: Die MALPIGHI'schen Körperchen, welche wir in der Froschniere finden, die zweifellos sekundären Ursprunges sind, zeigen Verbindungen mit den Querkanälen, natürlich auch sekundärer Natur. Wie diese entstehen, darüber fehlt es zur Zeit noch ganz an Angaben. Aber der Typus, der sich in der allerersten Anlage zeigt, indem das primäre MALPIGHI'sche Körperchen der Urniere zur Keimdrüse in Beziehung tritt, was beim ausgebildeten Frosch in der Verbindung der ampullären Erweiterungen des Längskanales mit dem Hoden (durchs Hodennetz) zum Ausdruck gelangt, der gleiche Typus, sage ich, ist auch bei allen sekundären MALPIGHI'schen Körperchen festgehalten, indem sie die Sagittalkommissuren zu den Querkanälchen senden. Demnach sind die Harn- und Samenwege beim Frosch von einander durchaus noch nicht getrennt, wie dies angeblich bei einzelnen Anuren, so zum Beispiel bei Bombinator, Discoglossus, Alytes zur Beobachtung kommt. Sollte Letzteres wahr sein, würden die Anuren von den übrigen Amphibiengruppen, bei welchen beide Systeme mit einander vollkommen vereint sind, zu den Reptilien allmählich hinüber führen, bei welchen die beiden Systeme von einander vollständig isolirt sind. Einzelne Anuren würden sich mehr den Urodelen, einzelne mehr den Amnioten nähern, bei welch letzteren, wie bekannt, die Geschlechtsniere zum Ausführungsgang für das Sperma wird, während die Beckenniere unter Änderung ihrer Form und Entstehung eines Ureters allein der Harnbereitung zu dienen bestimmt wird. Dass auch bei Cyclostomen Samen- und Harnwege von einander sich lösen, ist ja wahr; aber die Art und Weise, in welcher dies geschieht, bedeutet keinen morphologischen oder physiologischen Fortschritt, sondern vielmehr einen tiefen Rückschlag in der Entwicklung des Urogenitalapparates.

Die vom Hoden herkommenden Ductus efferentes vereinigen sich bei Rana durch einen sekundär entstandenen Längskanal mit einander, welcher am medialen Rande der Niere liegt und dem im Mesorchium liegenden, deutlich sichtbaren Längskanal der Urodelen ganz homolog ist. Die Erweiterungen des Längskanals, Ampullen genannt, werden von C. K. HOFFMANN als Reste der primären MALPIGHI'schen Körperchen angesprochen, deren Glomerulus sich zurückgebildet habe.

»Denn bei ganz jungen Fröschen«, sagt HOFFMANN, »hat der Längskanal kurze Abzweigungen, welche in MALPIGHI'sche Körperchen einmünden.« Nach meinen eigenen Beobachtungen möchte ich dieser Anschauung beipflichten. Die Ampullen liegen genau in der gleichen Linie und sind gleichgerichtet den sekundären MALPIGHI'schen Körperchen der Niere, und die Abzweigungen, von welchen HOFFMANN spricht, habe ich, wenngleich nicht oft, so doch an einzelnen Schnitten gesehen. Es liegt gar kein Grund vor, HOFFMANN'S Ansicht zu bezweifeln.

Die Reihe der MALPIGHI'schen Körperchen, welche quer durch die Niere zu verfolgen ist, muss man natürlich als sekundär entstanden erachten. Das primäre MALPIGHI'sche Körperchen ist nur im Rudiment zu sehen. Aber die Verbindung des primären MALPIGHI'schen Körperchens mit den Ductus efferentes des Hodens persistirt, — wir sehen die Ampulle mit Sperma erfüllt. Liegt da nicht die Deutung nahe — und ich möchte sie nicht leichtweg von der Hand weisen —, dass die primäre MALPIGHI'sche Kapsel, welche schon bei den nächst höheren Species verloren geht, hier noch bestehen bleibt, einzig desshalb, weil ihr eine Funktion geworden? Sie ist, meine ich, ein Reservoir für den sich rückstauenden Spermastrom.

Ich möchte diese Abhandlung nicht schließen, ohne noch Einiges über die Peritonealtrichter gesprochen zu haben. Diese bleiben nach HOFFMANN bei Urodelen im Zusammenhang mit dem Halse des MALPIGHI'schen Körperchens, während sie sich bei Anuren von ihm loslösen und als blind geschlossene Röhren weiterwachsen. Das Gleiche hatte schon durch Autoinjektion, nach Einspritzung von Karmin in das Abdomen des narkotisirten Thieres 1877 NUSSBAUM[1] nachgewiesen. Durch ähnliche Versuche bewogen schließt sich der gleichen Ansicht WICHMANN[2] an. Meine eigenen Resultate bestätigen, wenngleich auf anderem Wege gewonnen, die Angabe obiger Autoren. Denn wenn die Harnkanälchen im erwachsenen Thier mit den Trichtern kommuniciren würden, müsste sich Injektionsmasse in den Außentrichtern deutlich nachweisen lassen. Davon ist nun nicht die Rede. Alle sind frei von Injektionsmasse, wie klar ersichtlich aus Fig. 6.

---

[1] NUSSBAUM, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Niere. Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft zu Bonn. 1877.

[2] RALF WICHMANN, Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung der Nierenorgane der Batrachier. Bonn 1884.

Um die Resultate meiner Untersuchungen kurz noch einmal zu resumiren, will ich bloß das Folgende sagen. Die Injektion der Froschniere vom LEYDIG'schen Gang aus ergiebt ein Aufsteigen der Masse bis in den Hoden, natürlich durch die Ductus efferentes; in der Niere selbst zeigt sich deutlich der vollständige Zusammenhang zwischen MALPIGHI'schen Körperchen und Querkanälen mittels sagittaler Kommissurkanäle. Ob letztere zugleich mit dem Sperma auch Harn führen, oder ob die Harnsekretion und der Spermastrom periodisch, zeitlich von einander getrennt erfolgen, werden vielleicht später noch anzustellende Experimente mich lehren. An geeigneten Objekten sind alle diese Wege mit Spermatozoen erfüllt zu sehen, auch die MALPIGHI'schen Kapseln enthalten unter Umständen Samenfäden, sei es in Folge des Injektionsdruckes, oder in Folge des reichen Spermastroms, indem der Same nicht rasch genug abfließen kann, und also jeden ihm verfügbaren Raum für sich in Anspruch nimmt, — natürliche Injektion der MALPIGHI-schen Kapseln (Fig. 2 deutet mit Pfeilen den Weg des Sperma und den der Injektionsmasse an). Geschieht die Injektion an spermareichen Objekten, so mengen sich Spermafäden und Injektionsmasse in den Querkanälen, Sagittalkommissuren und MALPIGHI-schen Kapseln (Fig. 4).

So wäre die Gestalt der ausgebildeten Froschniere, auch mit Bezug auf ihre Genitalverbindungen, erläutert. Die der embryonalen Niere, zumal für die allerersten Entwicklungsphasen, ist durch die Eingangs erwähnten Beobachter geklärt. Mir drängt sich nun die Frage auf: Wie kommen die sekundären Wege alle zur Ausbildung, wie sind die Übergänge zwischen Anfangs- und Endstadien? Sollten es die äußeren Verhältnisse gestatten, so gedenke ich, an die Beantwortung dieser Fragen mich zu wagen. Dessgleichen behalte ich mir vor, allenfalls Berichte über Injektionen des LEYDIG'schen Ganges anderer Anuren folgen zu lassen.

Nicht der allgemeine Brauch nöthigt mich, es ist mir vielmehr Herzenssache, an dieser Stelle meinem vielverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. ZUCKERKANDL, für seine stete Unterstützung mit Rath und Anregung den geziemenden Dank auszusprechen.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Abkürzungen für alle Figuren:

T, Testikel;
K, Hodenkanälchen;
Sp, Spermatozoen;
I, Injektionsmasse;
D.e, Ductus efferens;
Gl, Glomerulus;
M.K, Malpighi'sche Kapsel;
L.G, Leydig'scher Gang;
N, Niere;
A, Peritonealtrichter;
Q, Querkanal;
S, Sagittalkommissur;
Nk, Nierenkanälchen.

Tafel II.

Fig. 1. Injektion des Hodens und der Niere vom Frosch, gemacht vom Leydig'schen Gang aus. Halbschematisch. Zeiss Komp. 4, Obj. Lupe.

Fig. 2. Schema der Kommunikation zwischen Hodenausführungswegen und den Malpighi'schen Kapseln. Die rothen Pfeile bedeuten den Weg des Sperma, die blauen den der Injektionsmasse. Lupenvergrößerung der Kontouren.

Fig. 3. Vollständiger Zusammenhang des Malpighi'schen Körperchen mit dem Querkanal auf einem Schnitte, genau nach einem Schnitte der injicirten Froschniere. Zeiss Komp. 4, Obj. 4,0 mm, Apert. 0,95.

Fig. 4. Sperma und Injektionsmasse in der Malpighi'schen Kapsel. Zeiss Komp. 8, Obj. Apochr. 4,0 mm, Apert. 0,95.

Fig. 5. Autoinjektion der Malpighi'schen Kapsel mit Sperma. Zeiss Komp. 4, Obj. Apochr. 4,0 mm, Apert. 0,95.

Fig. 6. Von der Injektionsmasse vollkommen frei gebliebener Peritonealtrichter. Dieselbe Vergrößerung.

Ascandra hermesi, ein neuer homocöler Kalkschwamm aus der Adria.

Von

L. L. Breitfufs.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Berlin.)

Mit zwei Figuren im Text.

Im Herbst 1896 fand ich während meines Aufenthaltes auf der Zoologischen Station des Berliner Aquariums zu Rovigno, in der Bucht der Stadt in der Tiefe von etwa 5 Meter, ein horizontal ausgebreitetes, polsterförmiges, durch Anastomosen entstandenes Röhrennetzgebilde auf Algen sitzend.

Es ist nach HAECKEL'scher Bezeichnung ein Auloplegmastock von 27 mm Länge, 18 mm Breite und 8 mm Höhe mit Pseudogastern und Pseudostomen, dessen massige Netze aus 0,2—1,5 mm weiten Röhren bestehen, und welcher sich seiner äußeren Erscheinung nach wenig von der so häufig an der dalmatinischen Küste vorkommenden Ascandra reticulum O. S. unterscheidet, daher sehr leicht mit derselben zu verwechseln ist.

Die Oberfläche ist kurz stachelig. Das Skelett besteht aus kolossalen Rhabden und regulären Tri- und Tetractinen.

Die großen spindelförmigen, an den Enden zugespitzten Rhabde (Fig. 1 *a*) von 0,5—0,9 mm Länge und 0,03—0,05 mm Dicke (in der Mitte) kommen im Vergleich zu den Tetractinen in geringer Menge vor und lagern ohne besondere Anordnung in der Masse des Schwammes, dabei durchbohren sie die dünne Dermal- und Gastralmembran und ragen frei aus der Ober- und Gastralfläche heraus. Da, wo der Schwamm in der Unterlage eingesenkt ist, befinden sich etwas kleinere Rhabde von 0,5—0,6 mm Länge und 0,04 mm Dicke, bei welchen das eine Ende mit zweizähnigen (Fig. 1 *g*) Auswüchsen versehen ist,

die zum Festhaften bestimmt sind. Außerdem treffen sich noch in Ausnahmefällen dünne Rhabde (Fig. 1 *e*), keulenförmige Rhabde (Fig. 1 *h*) und Rhabde mit griffelförmiger Spitze (Fig. 1 *f*) vor.

Die regulären geradschenkeligen Tri- und Tetractinen (Fig. 1 *b*, *c*, *d*) sind von gleicher Größe, doch kommen die ersteren nur sehr spärlich vor. Auf diese Weise wird das Hauptskelett des Schwammes wesentlich aus Tetractinen gebildet, welche gleich den Rhabden ohne Ordnung in der Fleischmasse lagern.

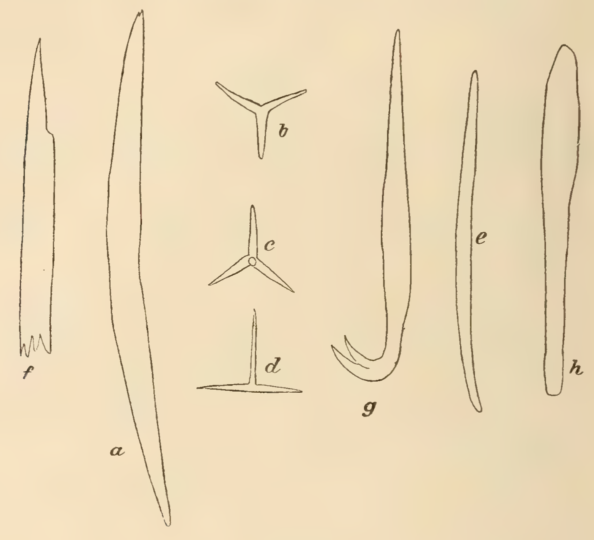


Fig. 1.

Spicula. 80mal vergr. *a*, gewöhnliche Rhabde; *b*, Triactine; *c*, Tetractine in horizontaler Projektion; *d*, Tetractine in vertikaler Projektion; *e*, *f* und *h*, seltene Formen von Rhabden; *g*, Rhabde zum Festhaften.

Die Tetractine der Außenschicht besitzen an Stelle des Apicalstrahls kleine knopfförmige Gebilde, dagegen zeichnen sich die in der Gastralmembran tangential gelagerten Tetractinen durch lange, dünne und sehr spitze Apicalstrahlen aus.

Was die Dimensionen der Tri- und Tetractinen anbelangt, so beträgt ihre Schenkellänge 0,08—0,12 mm bei einer Dicke von 0,008—0,009 mm, der dünne Apicalstrahl erreicht bei einer Stärke von 0,004 mm nicht selten eine Länge bis zu 0,09—0,20 mm, ist gerade und senkrecht zur Ebene der Basalstrahlen eingepflanzt.

Die Farbe des lebenden Thieres, sowie auch bei Alkoholpräparaten ist schmutzig weiß oder graugelb.

Die Dermalporen bei dem lebenden Thiere (auch auf frischen

Messerschnitten) erscheinen kreisrund, sind unregelmäßig an der Oberfläche zerstreut und haben (je nach der Kontraktion) einen Durchmesser von 0,009—0,02 mm.

Die Kragenzellenschicht (Fig. 2 *b*) gleicht in ihrer Form derjenigen der meisten Asconen. Die frischen feinen Schnitte zeigten Kragenzellen von 0,004 mm Breite und 0,009 mm Höhe mit einem Kerne in den Proximalenden. Bei den Alkoholpräparaten sind diese Dimensionen bedeutend geringer.

Das Kragenepithel bildet um den in die Magenhöhle vorspringenden Apicalstrahl keine Papillen, wie es z. B. bei Leucosolenia canariensis M. Mcl. der Fall ist, sondern wird, wie bei Ascandra

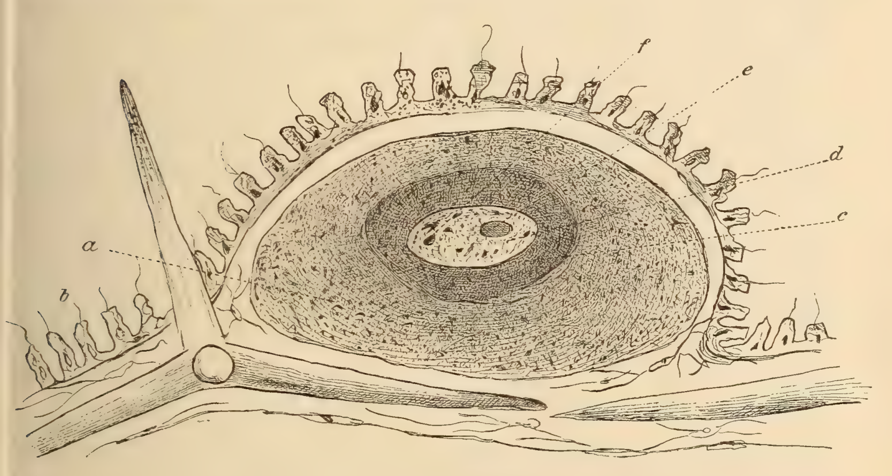


Fig. 2.

Ascandra hermesi. Querschnitt durch eine Röhrenwand im Inneren des Schwammes. 600mal vergr. *a*, Eizelle; *b*, Kragenzellenschicht; *c*, koncentrirtes Plasma um den Kern; *d*, Kern; *e*, große Chromatinballen (ca. 0,004 mm); *f*, kleine Chromatinballen (ca. 0,001 mm).

reticulum O. S., von dem Apicalstrahl einfach durchbrochen (Fig. 2 *b*). In der Bindesubstanz, meist dicht unter der Kragenzellenschicht befinden sich viele, mehr oder weniger reife Eizellen (Fig. 2 *a*) von 0,068—0,17 mm im Durchmesser. Diese Eizellen sind theils kugelig, theils etwas abgeplattet und fehlen nur an jenen Stellen der Röhrenwände, welche die äußere Oberfläche des Schwammes bilden.

In stark granulirtem Plasma dieser Eizellen liegt ein großer Kern von ovaler Gestalt (Fig. 2 *d*) und 0,008 bis 0,015 mm im Durchmesser, in welchem sich ein größerer und mehrere (bis zehn) kleinere auffallend glänzende Chromatinballen (Nucleoli) von 0,001 bis 0,004 mm im Durchmesser befinden (Fig. 2 *e* und *f*). Der Kern

ist von einer stark körnigen Plasmapartie (Fig. 2 *c*) umgeben, welche bei schwächeren Vergrößerungen von dem peripheren helleren Eiplasma, an frischen Präparaten, so scharf abgesetzt erscheint, dass man versucht sein könnte, diese ganze centrale dunklere Plasmamasse als Kern zu deuten, was auch wohl in ähnlichen Fällen schon gelegentlich geschehen sein dürfte, wodurch dann die Dimensionen des eigentlichen Kernes wesentlich verändert würden.

Wie schon vorher erwähnt, erinnert dieser Ascon, den ich zu Ehren des Herrn Direktors und Gründers der Rovigner Station, Dr. Otto Hermes, Ascandra hermesi nenne, in seinem äußeren Bau sehr an Ascandra reticulum O. S., unterscheidet sich aber von letzterer durch Größe und Form der Rhabden, welche 1) bei dem ersteren eine Länge bis zu 1 mm erreichen, dagegen bei A. reticulum nicht länger als 0,3 mm sind (vgl. Haeckel und v. Lendenfeld[1]), 2) sind hier die Rhabden spindel- und manchmal keulenförmig, dagegen bei dem letzteren Schwamme leicht, meist spiralig gekrümmt und erscheinen desshalb in der einen Ansicht bogenförmig, in der anderen **S**-förmig gekrümmt (v. Lendenfeld). Endlich besteht die Hauptmasse des Skelettes bei Ascandra reticulum aus in gleichem Theile zerstreuten Tri- und Tetractinen, hier aber fast ausschließlich aus Tetractinen und Triactinen mit einer knopfförmigen Anlage des Apicalstrahles.

Berlin, im April 1897.

[1] Haeckel, Die Kalkschwämme. 1872. Bd. II. p. 89. — v. Lendenfeld, Die Spongien der Adria. I. Kalkschwämme. Diese Zeitschr. Bd. LIII. p. 223.

Die Urniere bei Cyclas cornea (Lam.).

Von

Dr. **Hch. Stauffacher**
in Frauenfeld (Schweiz).

Mit Tafel III und 4 Figuren im Text.

Die Urniere ist ein sehr charakteristisches Organ im Trochophorastadium der Mollusken. Während aber einzelne Abtheilungen der letzteren wiederholt auf Bau und Entstehung ihrer Urniere untersucht wurden, blieben diesbezügliche Studien bei den Lamellibranchiaten seit längerer Zeit ganz aus, trotzdem die ersten Befunde sehr lückenhaft waren. In beiden bis jetzt zu unserer Kenntnis gekommenen Fällen, sowohl bei Teredo (Hatschek) als bei Cyclas (Ziegler), wurden bloß Bruchstücke des Organs sicher konstatirt.

Um diese fühlbare Lücke auszufüllen, ganz besonders um Anfangs- und Endtheil der Lamellibranchier-Urniere genauer zu erforschen, wurden Untersuchungen an Cyclas cornea Lam. angestellt, deren Ergebnisse im Folgenden mitgetheilt werden sollen.

Merkwürdigerweise fand sich die Urniere stets unpaarig vor, trotzdem viele Serien auf dieselbe abgesucht wurden; sie lag beständig auf der linken Seite des Embryo. Ich habe mich ferner davon überzeugt, dass der Verlauf des ganzen Organs ungemein schwer festzustellen ist. Hätte sich unter meinen Präparaten nicht zufällig ein Schnitt vorgefunden, der die Urniere in ihrer Gesammtausdehnung enthielt, es wäre mir kaum möglich gewesen mit Sicherheit anzugeben, welche Zellen zusammengehören und wo diese gegenseitig ihren Anschluss finden. Dieser Schnitt ist dargestellt in Fig. 1. Das Präparat wurde mit dem Abbé'schen Zeichnungsapparat so genau als möglich kopirt; selbst die Färbung mit Boraxkarmin versuchte ich, zur leichteren Demonstration einiger Details, nachzuahmen. Auch die anderen Figuren der Tafel sind genau nach-

gezeichnet und möglichst in der Färbung ihrer Originale wiedergegeben worden.

Fig. 1 ist ein Längsschnitt ziemlich parallel der Medianebene durch die linke Seite der Trochophora. Er zeigt deutlich[1] die Zellen des Cerebralganglions (*cg*), die Kopfblase (*K*), einen Theil des Mesoderms (*M*), die Zellen (*pg*), die bestimmt sind, Pedalganglion und Byssusdrüse zu bilden, die angeschnittene Wand der linken Leberausstülpung (*L*), den Fuß (*F*), die Zellen, welche den Mundeingang (*m*) begrenzen und endlich das Organ, das uns hier am meisten interessirt: die Urniere (*Un*).

I. Beschreibung.

Auf der linken Seite des Embryo, an der hinteren und unteren Grenze der Kopfblase, dicht hinter dem Cerebralganglion fallen zwei große Zellen auf (Fig. 1 *I* und *II*), die in innigem Kontakt mit einander stehen. Eine Furche zwischen diesen Zellen ist außen in ihrem ganzen Umfang vorhanden, eben so eine innere Scheidewand. Letztere ist sehr dünn und enthält ein deutliches, fast kreisrundes Loch, das aber nicht vollständig in der Mitte der Wand liegt, sondern dem unteren Rand derselben genähert erscheint (Fig. 4 *l*). Die Inhalte der Zellen stehen somit in direkter Kommunikation mit einander. Die Zellen selbst sind rundlich, stimmen auch in der Größe ganz mit einander überein, während ihre Kerne ein total verschiedenes Aussehen haben. Der Kern der Zelle *I* (Fig. 1), der dicht an der Zelle *II* liegt, ist bohnenförmig, normal tingirt und mit zwei starken Kernkörperchen versehen, während der Nucleus der Zelle *II*, im Centrum derselben gelegen, Kugelform besitzt. Er ist ferner bedeutend umfangreicher als derjenige der Zelle *I*; sein Inhalt ist ziemlich gleichmäßig fein gekörnelt und auffallend schwach färbbar. Nur eine Stelle, die aber nicht scharf kontourirt ist, hat relativ bedeutend Farbstoff aufgenommen (Fig. 1 und 4). Die Kerne werden ganz von Protoplasma umhüllt, während der übrige Theil der Zellen *I* und *II* leer und daher vollständig farblos ist. Besonders deutlich zeigt sich diese Erscheinung in Zelle *I*, deren Kern offenbar passiv an die hintere obere Wand angedrückt wurde; in jener Ecke (Fig. 1 und 4), zwischen Kern und Zellmembran, findet sich ganz deutlich eine kleine Portion von gefärbtem Plasma, das wahrscheinlich den Kern an der oberen Zellwand befestigt. In der Zelle *II* wurde zwar

[1] Die Schalendrüse wurde von dem Schnitt nicht mehr getroffen.

neben Kern und der aus ihm entspringenden Geißel nichts Tingirbares bemerkt, aber rings um den Kern herum verläuft eine sehr feine Linie (Fig. 4), welche möglicherweise als der äußere Kontour einer den Kern allseitig umgebenden Plasmahülle aufgefasst werden kann. Bei starken Vergrößerungen glaubte ich an mehreren Stellen Verbindungsstränge derselben mit der Zellwand zu sehen; sicher kann ich dies nicht behaupten, aber es machte mir immer den Eindruck, wie wenn der Kern *II* an einem Plasmanetz in der Zelle aufgehängt wäre.

Jede der beiden großen Zellen besitzt einen kegel- oder trichterförmigen Fortsatz. Derjenige (*Ia*, Fig. 1 und 4) der Zelle *I* erstreckt sich über das Cerebralganglion nach oben und vorn und sucht Anschluss an eine Zelle der Kopfblase, während der andere (*IIa*, Fig. 1 und 4) nach unten und hinten tief in das »primäre Schizocoel« hineinreicht.

Dieses Hauptstück der Urniere ist an der Leibeswand (wahrscheinlich auch am linken Leberlappen) befestigt. Die langgestreckten Zellen, welche als Aufhängeband dienen, setzen in der Furche zwischen den großen Zellen *I* und *II* an, wo ihr Protoplasma noch etwas tingirt wurde, während es nachher vollständig hyalin ist. Die kugeligen Kerne (in Fig. 1 und 4 mit α und β bezeichnet) sind gut färbbar. Sie erscheinen allerdings bedeutend blasser (und kleiner) als der Kern der Zelle *I* und nur um einen kleinen Betrag stärker tingirt als derjenige der Zelle *II*. Kernkörperchen fanden sich keine; das Chromatin war in ziemlich starken Körnern gleichmäßig vertheilt. Die Kerne α und β liegen auf dem Schnitt Fig. 1 höher als die Kerne der Zellen *I* und *II*.

Die rechte seitliche Wand der trichterförmigen Verlängerung *Ia* (Fig. 4) ist weggeschnitten und man sieht in den vollständig freien Raum dieses Gebildes hinein. Von der oberen Wand des Conus ragen lange, auswärts gerichtete Wimpern nach unten in die Höhlung hinein; sie sitzen auf einer kleinen aber deutlichen wulstförmigen Erhöhung der Wand (Fig. 2 und 4 *w*). An anderen Stellen dieses Trichters habe ich weder im konservirten noch im lebenden Zustand des Embryo Wimpern nachweisen können.

Der Trichterfortsatz *Ia* geht schließlich in einen sehr feinen Kanal (Fig. 1 und 2) über, der in eine kleine kugelige Blase (*bl* Fig. 1 und 2) mündet. Links und rechts dicht neben der Einmündungsstelle des Kanals liegt je ein winzig kleines aber markirtes Klümpchen einer sehr gut tingirbaren Substanz (*r*, Fig. 1 und 2).

Der ebenfalls sehr feine Kanal *ex* (Fig. 1 und 2), der aus diesem bereits in der Kopfblase liegenden Hohlraum wegführt, zeigt bei seinem Ursprung dieselben Klümpchen (*r'*, Fig. 1 und 2). Er wendet sich im Bogen nach oben und vorn und mündet in einer kleinen Öffnung des Ektoderms nach außen (Fig. 1 und 2 *p*). Es kommen jedoch in meinen Präparaten Fälle vor, wo dieser Porus näher an den Zellen des Cerebralganglions liegt. Die Klümpchen *r* und *r'* liegen in der Wandung der Kanäle und nicht auf derselben, was allerdings erst bei sehr starken Vergrößerungen deutlich hervortritt (Fig. 10). Da auf dem Schnitt Fig. 1 sowohl bei *r* als *r'* jederseits ein solches Körperchen auftritt, so liegt die Vermuthung nahe, es möchte sich hier um Ringe, und zwar um kontraktile Ringe handeln; jedenfalls haben wir es, wie später noch aus einander gesetzt werden soll, nicht mit zufälligen, sondern mit konstanten Gebilden zu thun.

Wie bereits bemerkt, trägt auch Zelle *II* einen kegelförmigen, nach hinten und unten sich erstreckenden Fortsatz (*IIa*, Fig. 1), der in Form und Größe vollständig demjenigen der Zelle *I* entspricht. In dem ganz farblosen Hohlraum dieses Trichters verläuft nun aber eine prachtvoll tingirte, korkzieherartig gewundene Geißel, die im Kern der großen Zelle *II* selbst entspringt, und zwar in jener Partie, die sich durch stärkere Färbung von der übrigen Kernsubstanz deutlich abhebt (Fig. 1 und 4). Der Conus *IIa* ist zwar von seiner Zelle *II* durch eine sehr feine Scheidewand getrennt, aber in der Mitte derselben befindet sich ein Loch, dessen Rand nach unten zu einen hyalinen Aufsatz trägt (Fig. 1 und 4). Die Geißel verläuft in dieser kurzen Röhre ganz excentrisch (der oberen Wand derselben näher gerückt) und durchzieht den Fortsatz *IIa* in seiner ganzen Länge. Ich betone: Die Geißel war so intensiv gefärbt, dass man sie leicht schon bei 150facher Vergrößerung sah, während durch stärkere Linsen jede einzelne Windung verfolgt werden konnte.

Auch der Trichterfortsatz *IIa* verjüngt sich allmählich in einen äußerst feinen Kanal, der tief im primären Schizocoel Anschluss an die Zelle *III* (Fig. 1) findet, welche wiederum ganz specifische Eigenschaften besitzt. Sie liegt etwa in der Höhe der Mundöffnung und stimmt in den meisten Eigenschaften mit den gewöhnlichen, zahlreich im Inneren des Embryo zerstreuten Mesoderm- (resp. Mesenchym-) Zellen überein; nur in der Form weicht sie von diesen Elementen ab und erinnert in diesem Punkt auffallend an ein Glockenthierchen. Der in einen Stiel sich verjüngende obere Theil der Zelle *III* schließt sich an den oben erwähnten Kanal, der von dem Trichter *IIa*

herunterreicht, während das stark verbreiterte gegenüberliegende Ende — einstweilen noch von der Membran überzogen — sich der geräumigen Höhle des Embryo zukehrt (Fig. 1 und 5). Der Kern ist kugelrund, nähert sich dem Stielende und besitzt zwei deutliche Kernkörperchen. Diese merkwürdige Zelle lehnt sich an einen Zellenhöcker an, der seinerseits wieder fest der linken Körperwand aufsitzt und offenbar dazu dient, die Zelle *III* in die Leibeshöhle vorzuschieben und zugleich zu stützen.

Der Höcker ist im Ganzen auf drei Schnitten sichtbar. Auf dem ersten, also dem der Leibeswand zunächst liegenden (Fig. 6), schließen die Zellen noch relativ fest zusammen; nachher aber treten sie immer weiter aus einander, so dass ein Hohlraum zwischen ihnen entsteht (Fig. 1 *h*). Die Inhalte erscheinen noch blasser und die inneren Zellgrenzen mehr oder weniger verwischt. Einige diese Bildung an ihrer Außenseite begrenzenden Zellen sind sichelförmig gestreckt (Fig. 1).

Beachtenswerth erscheint mir hier noch die mit *z* bezeichnete Zelle in Fig. 6. Sie ist nicht etwa identisch mit Zelle *III* in Fig. 1, sondern liegt links hinter derselben, scheint aber einer ähnlichen Metamorphose zu unterliegen wie jene. Besonders interessant ist die große Vacuole (*v*, Fig. 6), die den Kern an die gegenüberliegende Wand presst. Diesem Druck verdankt derselbe offenbar seine bohnenförmige Gestalt, wie sie uns bereits beim Kern der Zelle *I*[1] (Fig. 1) begegnete. Auch in der Zelle *III* (Fig. 1 und 5) bilden sich bereits Vacuolen, und zwar scheint dies hier an verschiedenen Stellen zugleich, besonders aber vom Stiel aus vor sich zu gehen, der indess einstweilen mit dem Kanal *IIa* noch nicht kommunicirt.

Überblicken wir das ganze bisher beschriebene und in Fig. 1 abgebildete Organ, so muss sich uns wohl die Überzeugung aufdrängen, dass wir es allerdings mit einem noch unfertigen[2], aber sicher nicht mit einem rudimentären Gebilde zu thun haben. Würde die Zelle *III* in ihrer einmal eingeschlagenen Tendenz Vacuolen zu bilden fortfahren, bis schließlich ein zusammenhängender innerer Hohlraum zu Stande käme, der nach oben mit dem Kanal *IIa*, nach unten mit dem primären Schizocoel Kommunikation schaffen

[1] Auch das Plasma in der Ecke der Zelle *I* (Fig. 1 und 4) zeigt in seiner, dem Hohlraum der Zelle zugekehrten Partie diesen Druck deutlich an.

[2] Die Urniere endigt auf diesem Stadium in der That nach innen blind. Das ist auch der Grund, wesshalb in den mittleren und äußeren Partien derselben keine Sekretkörner zu finden sind.

könnte, so bedürfte die Zelle *III* nur noch eines geeigneten Strudelapparates, und sie wäre befähigt, allfällig in der Leibeshöhle sich ansammelnde Flüssigkeit unter Mithilfe des bereits funktionsfähigen Abschnittes nach außen zu befördern. Es war daher wünschenswerth, diese Zelle *III* irgendwo in einem vorgerückteren Stadium anzutreffen und dies gelang mir in der That nach langem Suchen in einer Serie, welcher der in Fig. 3 dargestellte Schnitt angehört. Er würde ungefähr einem in der Richtung *a*—*b* senkrecht zur Tafelebene geführten Querschnitt durch Fig. 1 und 7 entsprechen[1]. Zur Färbung des Präparates war Hämalaun verwendet worden. Wir finden hier eine Zelle (mit *III* bezeichnet), welche uns das in Fig. 1 angetroffene Organ vervollständigt. Sie liegt wieder auf der linken Seite des Embryo, und zwar (wie Zelle *III* in Fig. 1) in der Höhe des oberen Mundrandes. Während dieser noch angeschnitten wurde, zeigt nur ein Streifen loser Zellen den Verlauf des Vorderdarmes an.

Wir sehen hier eine deutliche wimpernde Zelle, deren Strudelapparat indess nicht aus Haaren besteht, sondern dadurch zu Stande kam, dass die sichtlich stark verbreiterte untere Randzone der Zelle zerschlitzte, etwa so, wie die ursprünglich ungetrennte Blattspreite einer Fächerpalme zerreißt. Während die übrigen Theile der Zelle (mit Ausnahme des Kernes) vollständig hyalin sind, erkennt man in jenen wimpernden Partien viele, regelmäßig in Reihen geordnete, sehr feine und intensiv gefärbte Körnchen, die ohne Ausnahme ihren Zug nach dem Kern hin nehmen. In dem mittleren, der in Zelle *III* Fig. 3 dargestellten Wimperplättchen erkennt man leicht den Zusammenhang zwischen dem Kern und der Körnchenreihe; in den anderen vier Fällen ist er wohl nur durch den Schnitt unterbrochen worden. Zu erwähnen ist auch der Umstand, dass die Körnchen nicht in der Mitte der Wimperplättchen, sondern peripher verlaufen. Der Kern ist sehr deutlich mit feinkörnigem, fast ganz peripher angelagertem Chromatin versehen. Der Stiel dieser Zelle *III* ist quer abgeschnitten, hyalin, jedenfalls hohl und setzt sich nach oben links in einen Apparat fort, wie wir ihn bereits in Fig. 1 kennen gelernt haben. Eine Scheidewand zwischen Stiel und Kanal der oberen Zelle ist nicht mehr zu konstatiren.

Die strudelnde Zelle *III* der Fig. 3 ist wie die entsprechende Zelle der Fig. 1 durch einen Aufhängeapparat fixirt. Dieser besteht aus mehreren fast ganz hyalinen Zellen (*α*, Fig. 3), die einer-

[1] Die Zelle *III* in Fig. 1 liegt etwas anders als diejenige in Fig. 3.

seits gegen die linke Körperwand, andererseits gegen die Zelle *III* Protoplasmafortsätze schicken. Eben so scheinen sich Ausläufer von Zellen des Mundrandes an der Fixirung der Zelle *III* zu betheiligen.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass die in Fig. 1 auf dem Wege der Metamorphose angetroffene Zelle *III* hier in Fig. 3 die ihrer Bestimmung entsprechende Form erlangt hat. Durch Vereinigung der verschiedenen, in der Zelle entstandenen Vacuolen ist ein zusammenhängender innerer Hohlraum gebildet worden, der sich am Stielende der Zelle *III* in den Kanal des kegelförmigen Fortsatzes *IIa*, am breiteren Ende dagegen in das primäre Schizocoel öffnet; der Rand dieser Partie wird in einen Strudelapparat umgewandelt.

Es gelang mir nicht, den äußerst feinen Stiel der Zelle *z* (Fig. 6), welcher dieselbe Richtung einschlägt wie das dünne Ende der Nachbarzelle *III* in Fig. 1, bis zu irgend einem Anschluss zu verfolgen, aber es ist nicht ausgeschlossen, dass auch dieser Fortsatz, wenn nicht schon jetzt, so doch vielleicht später mit dem Raum *IIa* in Beziehung resp. Kommunikation tritt. Sollte sich diese Vermuthung bestätigen, so würden — möglicherweise nicht konstant, aber doch gelegentlich — am inneren Ende der Urniere mehrere wimpernde Zellen anzutreffen sein, was bei Annelidenlarven (z. B. Polygordius) ja in der That vorkommt, von mir aber an Cyclas bis jetzt in keinem einzigen Fall konstatirt werden konnte.

Abbildung 7 zeigt den bereits in Fig. 1 funktionsfähigen äußeren Theil der Urniere mit dem in Fig. 3 fertig gestellten Endapparat kombinirt. Der Kanal *ex* und der Hohlraum *bl* liegen in der Kopfblase, während der ganze übrige Abschnitt frei in der Leibeshöhle des Embryo hängt und nur an zwei Punkten fixirt wird: bei Zelle *III* und zwischen den Zellen *I* und *II*.

Dieser Umstand verhilft übrigens noch zur Erklärung einer Erscheinung, die mir im Verlaufe der Untersuchung auffiel. Trotzdem nämlich die Embryonen einer großen Zahl von Serien auf die Anwesenheit der Urniere geprüft wurden, konnte ich nur in relativ wenigen Fällen dieses Organ mit Sicherheit konstatiren. Die Schnittrichtung durch die in den Kiemen eingeschlossenen Entwicklungsstadien war natürlich eine rein zufällige. Nicht nur wurde dadurch sehr oft die Urniere an verschiedenen Stellen unterbrochen, so dass, besonders im Bereich der feinen Kanäle von *Ia* und *IIa* der Anschluss dieser Elemente unmöglich weiter zu verfolgen war, sondern es wurden gelegentlich gewisse Stücke des Organs bei der Präparation geradezu entfernt. Ein Schnitt z. B., der zwischen dem oberen

und unteren Aufhängepunkt durchgeht, kann unter Umständen die ganze darin enthaltene Partie der Urniere verlieren; eben so ist es leicht möglich, dass in anderen Fällen die wimpernde Zone der Zelle *III* entfernt und dadurch der Urniere ein sehr charakteristischer Theil amputirt wird. Es ist, nach meiner Erfahrung, auch zum mindesten sehr unwahrscheinlich, auf Querschnitten mit Sicherheit den ausführenden Kanal *ex* zu verfolgen: Wo die vollständig hyalinen Partien — gleichgültig ob nach innen oder außen — beginnen, da verliert der Suchende auf den Querschnitten sofort jeden Anhaltspunkt, es mögen, wie dies in meinen Präparaten nicht selten der Fall war, die anderen Bruchstücke noch so unverkennbar hervortreten.

An lebenden Embryonen ist die Untersuchung nicht minder schwierig. Sicher habe ich hier nur die Wimperbewegung im Raume *IIa* beobachtet, ohne andere Theile der Urniere deutlich sehen zu können.

II. Entwicklung.

Die Bildung der Urniere bei Cyclas cornea beruht ganz besonders auf einer Eigenschaft, welche sowohl den Mesenchymzellen als den Elementen der Kopfblase in hohem Grade zukommt, nämlich zu vacuolisiren. Daneben ist allerdings der amöboide Charakter der ersteren nicht außer Acht zu lassen, die Fähigkeit also, nach verschiedenen Richtungen sich zu strecken oder gar Ausläufer zu senden, die oft von bedeutender Länge sein können.

An dem Aufbau der Cyclas-Urniere nehmen sowohl mesodermale als ektodermale Zellen Antheil. Der ganze in der Larvenhöhle suspendirte Abschnitt, welcher an der unteren Grenze des linken Mesodermstreifens liegt, entsteht aus Mesoderm- (Mesenchym-) Zellen, während der in der Kopfblase liegende ektodermalen Ursprungs ist. Der innere Theil der Urniere geht wesentlich aus zwei Zellen hervor. Die hintere und untere dieser beiden Zellen wandelt sich, wie wir bereits gesehen, allmählich in einen strudelnden Trichter um, indem der erweiterte, der Leibeshöhle des Embryo zugekehrte Rand zerschlitzt, während im Inneren der Zelle Vacuolen entstehen, die nach und nach zusammenfließen und das Plasma sammt dem Kern an die Zellwand zurückdrängen. Jedenfalls bleiben aber noch Verbindungsstränge zwischen den Wimperplättchen und dem Kern bestehen, worauf der Zug von Chromatinkörnchen der Zelle *III* in Fig. 3 hinweist. Die Bewegungen des Strudelapparates werden

offenbar vom Kern aus besorgt. Die ovale, in anderen Fällen bohnenförmige Gestalt des letzteren rührt von dem Druck her, den die sich ausdehnenden Vacuolen auf denselben ausübten. Benachbarte Mesenchymzellen stützen und fixiren die strudelnde Zelle. — Es unterliegt meiner Ansicht nach keinem Zweifel, dass der innere Endabschnitt der Urniere ursprünglich aus lauter äquivalenten Zellen bestand, von denen eine die Funktion eines Strudelapparates übernahm. Da hierzu kein Element der Zellgruppe besonders prädestinirt sein dürfte, so werden wir auch aus diesem Grunde der bereits angedeuteten Eventualität, es möchten gelegentlich mehrere wimpernde Zellen anzutreffen sein, Rechnung tragen müssen.

Die zweite große, weiter oben und vorn gelegene Zelle theilt sich in zwei gleich große Zellen und liefert das sog. Hauptstück der Urniere. Eine Scheidewand zwischen den Tochterindividuen kommt zwar zur Ausbildung, aber sie ist sehr zart und zeigt, dem unteren Rand genähert, ein deutliches Loch. Wenn schon Größe, Form und gegenseitige Lage die Annahme der Entstehung dieser Doppelzelle durch Theilung einer Mutterzelle viel plausibler erscheinen ließen, als die ebenfalls denkbare Bildung derselben aus zwei ursprünglich getrennten Elementen, so wird durch Fig. 9 diese Annahme zur vollen Gewissheit erhoben. Genau an der Stelle, und zwar auf der linken Seite des Embryo, wo in Fig. 1 die Doppelzelle *I* und *II* liegt, findet sich in Fig. 9 eine mächtige Mesodermzelle (*Mz*) in Theilung. Benachbarte Mesenchymzellen übernehmen die Funktion eines Aufhängeapparates, ganz so, wie wir es bei Zelle *III* angetroffen haben.

Im Princip unterliegen nun die Zellen *I* und *II* ganz denselben Veränderungen wie Zelle *III*: Die Zellen strecken sich in die Länge, und zwar in zwei einander diametral gegenüberliegenden Richtungen, und bilden dadurch jene trichterförmigen Fortsätze, die mit *Ia* und *IIa* bezeichnet sind. Sowohl in den letzteren wie in den Zellen selbst treten Vacuolen auf, die sich wahrscheinlich schon vorher angelegt und mit den Zellen in die Länge gestreckt haben. In Zelle *I* und ihrem Fortsatz *Ia* fließen die Vacuolen zu einem gemeinsamen Hohlraum zusammen, so dass diese Gebilde, mit Ausnahme jener Ecke, in welche Plasma und Kern zurückgedrängt werden, vollständig leer sind. Etwas anders verläuft wohl die Metamorphose in Zelle *II*: Der Kern, der eine aktivere Rolle spielt, wie derjenige der Zelle *I*, bleibt im Centrum der Zelle *II* suspendirt und erfüllt dieselbe fast ganz. Das den Fortsatz *IIa* ursprünglich

durchziehende Plasma sammelt sich in einem centralen Strang und ich nehme an, dass die Geißel aus demselben hervorgeht.

Betrachtet man ferner die Ecken des Trichterfortsatzes *IIa* in Fig. 1 etwas genauer, so kommt man wohl zur Überzeugung, dass sich hier die Vacuolen von dem kanalartigen Ende des Stieles aus zu bilden begannen, wie es ganz deutlich bei der Zelle *III* hervortrat, und wie es sicher auch im Abschnitt *Ia* der Fall gewesen. Während sich aber die Vacuolen der Zelle *I* mit denjenigen des Trichters *Ia* vereinigen und dadurch einen zusammenhängenden Hohlraum bilden, verschmelzen diese Bildungen der Zelle *II* und ihres Fortsatzes *IIa* nicht mit einander; ihre Wandungen begegnen sich, platten sich ab, und dadurch entsteht die sog. Scheidewand zwischen Zelle *II* und Trichter *IIa*. Hierbei zieht sich aber weder die periphere noch die den centralen Plasmastrang bekleidende Vacuolenwand des Fortsatzes *IIa* vollständig auf die Zelle *II* zurück: Jene erkennt man noch zum Theil in den Ecken, diese dagegen in dem kurzen Aufsatz, durch den die Geißel in den Raum *IIa* hineinragt.

Die Bildung der kleinen Blase *bl* (Fig. 1) wurde ebenfalls in einer Serie angetroffen und ist in Fig. 8 dargestellt. Die Zelle *x* der Kopfblase hat eine Vacuole (*v*) gebildet und von dem übrigen Zellleib abgegrenzt, an welche sich der von der Zelle *I* heraufreichende Kanal anlehnt. Woher die kontraktilen Ringe *r* und *r'* (Fig. 1) stammen, kann ich nicht mit Sicherheit sagen, dafür aber kann ich bestimmter angeben, wie der Kanal *ex* zu Stande kommt. Die zwei Kontouren, welche diesen Theil der Urniere begrenzen (Fig. 1 und 2), sind zwar sehr deutlich zu sehen; dennoch aber ist die innere der beiden Linien ziemlich kräftiger als die äußere: Ich halte jene für eine wirkliche Zellgrenze, diese für eine bloße Vacuolenwand. Wäre der Kanal intercellulär, z. B. durch Einstülpung von außen nach innen entstanden, so hätte er allerdings denselben Weg verfolgen können, dann aber würde offenbar die andere Linie ebenfalls eine Zellmembran vorstellen müssen. Diese Annahme scheint mir aber unter den angedeuteten Umständen unmöglich zu sein, da hierdurch die verschiedene Dicke der Begrenzungslinien schwer zu erklären sein dürfte. Nach meiner Auffassung ist also der Kanal *ex* ein intracellulärer Gang, welcher unter Zuhilfenahme einer an die Vacuole *bl* anstoßenden Kopfblasenzelle entsteht. Gänzlich ausgeschlossen ist dadurch die Entstehung dieses Abschnittes der Urniere durch Einstülpung allerdings noch nicht.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Urniere bei Cyclas cornea paarig angelegt wird, und dieses Verhalten ist, wenigstens in der Abtheilung der Lamellibranchiaten, jedenfalls ein primäres; aber ich zweifle sehr daran, dass diese beiden Urnieren wirklich in Funktion treten, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil, meiner Ansicht nach, eine solche vollständig genügt. Das beschriebene, kräftig funktionirende Organ reicht gewiss vollauf hin, den Körper der noch kleinen Larve vollständig zu reinigen.

III. Funktion.

Die Funktionen des inneren und mittleren Abschnittes der Urniere sind aus den im beschreibenden Theil gemachten Angaben leicht ersichtlich. Man sollte nun allerdings meinen, die Bewegungen der Wimperzelle *III*, der Geißel und der starken Haare des Trichters *Ia* würden zusammen genügen, um die Sekrete endgültig aus dem Körper zu entfernen, aber es erscheint mir durchaus unstatthaft, den als kontraktile Ringe gedeuteten Bildungen bei *r* und *r'* jede Bedeutung abzusprechen, obgleich dadurch die Einrichtung wesentlich komplicirter erscheint.

Über die Funktion dieser Gebilde mache ich mir einstweilen folgende Vorstellung: Die Blase *bl* (Fig. 1) ist ein Reservoir, das von unten her mit Sekreten gefüllt wird. Möglicherweise ist sie selbst kontraktil. Im einen wie im anderen Fall soll der Ring bei *r* offenbar verhüten, dass die in den tieferen Abschnitten des Organs gemachten Anstrengungen, Flüssigkeit aus dem Körper herauszuheben, dadurch eliminirt werden, dass letztere wieder zurückfließt. Dieselbe Bedeutung kommt jedenfalls auch dem Ring *r'* zu, der das aus der Blase *bl* nach außen entfernte Sekret am Zurückfließen hindert. — Die Existenz eines kontraktilen Ringes bei *r'* scheint meiner Ansicht nach entschieden eine Kontraktilität der Blase *bl* vorauszusetzen, die zu gleicher Zeit mit der Schließung des Ringes bei *r* abwechselnd mit derjenigen des Ringes bei *r'* funktioniren müsste.

IV. Litteratur.

Wir haben es, wie Eingangs erwähnt, lediglich mit zwei Angaben zu thun, die über die Urniere bei Lamellibranchiaten berichten. Hatschek schreibt über dieses Organ bei Teredo zuerst (1[1], p. 13 u. 14).

---

[1] s. Litteraturverzeichnis.

Mehr Vergleichungspunkte bietet uns die Abhandlung von ZIEGLER über Cyclas cornea Lam., wo er p. 544 und 545 schreibt: »An der hinteren und unteren Grenze der Kopfblase, wenig höher als das Ganglion, liegt die Urniere. Sehr nahe am Ektoderm verläuft von vorn oben nach hinten unten ein äußerst feiner flimmernder Kanal (Textfig.[1] 1 und 2 φ); die einzelnen Cilien kann man der Kleinheit und der raschen Bewegung wegen nicht sehen; ich glaubte Anfangs, es sitze am oberen Ende eine lange Wimperflamme an, wie solche bei Plathelminten und Rotatorien vorkommen und ich sie oft bei Cercarien gesehen habe; erst später, als ich den Kanal einmal ausnahmsweise etwas erweitert

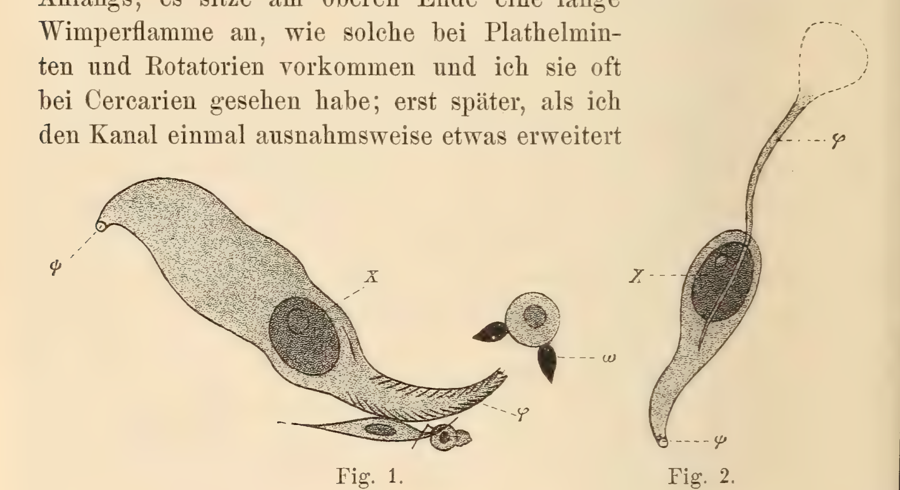


Fig. 1. Fig. 2.

sah, kam ich zu der Ansicht, dass das feine Rohr eine gleichmäßige Flimmerung besitzt. Dieser Kanal geht in eine auffallend große, mit großem . . . . . Kern (Textfig. 1 x und Textfig. 2) versehene Zelle hinein; ein kleiner Theil des Protoplasmas dieser Zelle liegt vor dem Kern, der größere hinter demselben in der Richtung nach hinten und unten. Die hinter dem Kern liegende Protoplasmamasse ist im Trochophorastadium kleiner als später. Das Protoplasma der Zelle ist mit feinen und gröberen Körnchen erfüllt. Mit sehr starken Verößerungen bemerkt man, dass vom Hinterende der großen Zelle aus ein äußerst feiner kurzer Kanal seitwärts durch das Ektoderm nach außen führt; man kann die Öffnung dieses Kanals am lebenden Thier zwischen den Ektodermzellen sehen (Fig. 38 B = Textfig. 4) und kann den Kanal auf den Schnitten erkennen. Den oben genannten flimmern-

[1] Zur leichteren Kontrolle erlaubte ich mir, die die Urniere betreffenden Figuren aus ZIEGLER's Abhandlung im Text beizufügen. Textfig. 1 = Fig. 37, Textfig. 2 = Fig. 38 A, Textfig. 3 = Fig. 35, Textfig. 4 = Fig. 38 B in ZIEGLER's Abhandlung.

den Kanal kann man bis in den hinteren Theil der großen Zelle hinein verfolgen, und zwar gelang mir dies mit sehr starken Vergrößerungen am frischen Thier und auf den Schnitten; es ist also sehr wahrscheinlich, dass die große Zelle von dem Kanal ganz durchsetzt wird, dass sie demnach eine sog. durchbohrte Zelle ist.

Fig. 4.

In Betreff des oberen Endes des flimmernden Kanales sieht man am lebenden Thier, dass dasselbe ein wenig trichterförmig erweitert ist; ob dieser flimmernde Trichter sich in die Leibeshöhle öffnet oder nicht, habe ich am lebenden Thier nicht entscheiden können, weil viele Mesenchymzellen das obere Ende umgaben. Was ich mit ausgezeichneten optischen Mitteln an einer günstigen Schnittserie über das obere Ende beobachten konnte, ist in Fig. 35 (= Textfig. 3) dargestellt. . . . . .

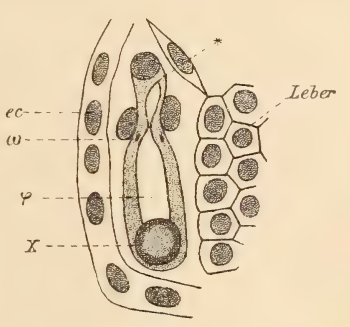


Fig. 3.

Zu den Seiten des oberen Endes des flimmernden Kanals liegt meistens je ein Klümpchen einer eigenthümlichen lichtbrechenden tingirbaren Substanz (Fig. 37 ω = Textfig. 1); da dieses in Fig. 35 (= Textfig. 3), wie ich glaube, bei ω sich befindet, so scheint der flimmernde Kanal oben in einen schmalen kanalartigen Raum überzugehen, in welchem ich eine Flimmerung nicht bemerkt habe. Dass dieser Raum bei * oder sonst irgendwo mit dem primären Schizocoel in Verbindung stehe, also ein Theil desselben sei, kann ich nicht mit Bestimmtheit in Abrede stellen, aber ich zweifle daran; ich habe auch keine theoretischen Gründe es anzunehmen.

Da der Urniere zahlreiche Mesenchymzellen anliegen, kann ich nicht mit Sicherheit angeben, welche der umliegenden Kerne derselben zugehören, also aus wie viel durchbohrten Zellen sie besteht; es ist mir wahrscheinlich, dass der ganze flimmernde Kanal von der großen Zelle allein umschlossen wird, und dass dem oberen kanalartigen Raum nur der am Ende gelegene Kern zugehört . . . . . .«

Es geht zwar aus der Beschreibung ZIEGLER's nicht mit Gewissheit hervor, ob er wirklich nur eine Urniere gesehen hat, oder ob er bloß von einem Organ spricht mit Rücksicht darauf, dass der bilateral-symmetrische Bau der Lamellibranchier a priori ein Paar

solcher voraussehen lässt. Immerhin glaube ich, dass jene erstere Ansicht zu Grunde liegt, was mit dem durch meine Untersuchung erhaltenen Resultat principiell übereinstimmen würde. Auch in verschiedenen Details erkennt man unschwer Übereinstimmung in den beiden Arbeiten.

Diskutiren wir zuerst die »große Zelle«. ZIEGLER spricht nur von einem derartigen Gebilde mit einem Kern, und im Einverständnis hiermit findet sich v. ERLANGER, der jene Zelle Riesenzelle nennt.

Ganz abgesehen davon, dass der in Fig. 9 abgebildete Schnitt diese Angaben endgültig widerlegt, sprechen gewichtige theoretische Gründe, die wir, in Ermangelung jenes Präparates, schon aus der Fig. 1 hätten abstrahiren können, durchaus gegen die Behauptung der beiden Forscher. Es wäre in diesem Fall, um möglicherweise Übereinstimmung zu schaffen, die Frage zu prüfen, ob nicht vielleicht eine der Zellen *I* oder *II* in Fig. 1 ihres selbständigen zelligen Charakters entkleidet und als bloßer Anhangstheil der anderen aufgefasst werden könnte. Bei einem derartigen Versuch kann zum Vornherein nur Zelle *I* in Betracht fallen, deren Kern dann irgend einer Aufhängezelle zugeschrieben werden müsste. Diese Möglichkeit ist aber völlig ausgeschlossen, und zwar aus folgenden Gründen:

1) Die in Fig. 1 auffallende Symmetrie des »Hauptstückes« würde dadurch zerstört.

2) Die Nothwendigkeit des trichterförmigen Ansatzes *Ia* wäre kaum einzusehen.

3) Die charakteristische Form des Kernes *I* in Fig. 1 könnte nicht erklärt werden.

4) Der mit *I* bezeichnete Raum ist vollständig entzwei geschnitten, und der in Frage stehende Kern *I* liegt im Inneren und nicht auf der Wandung desselben. Er liegt in unserer Fig. 1 genau auf der Höhe des Kernes *II*: Beide verschwinden bei höherer Einstellung zugleich, bei tieferer tauchen beide zugleich in derselben Schärfe auf. Würde der Kern *I* einer Aufhängezelle oder einer anderen neben der Urniere liegenden Zelle angehören, so könnte nur ein zum Verlauf des Organs schief stehender Schnitt die beiden Kerne *II* und *I* in demselben Maße zugleich treffen und die Fortsetzung der Urniere nach oben und unten müsste dadurch ohne Zweifel einen Unterbruch erleiden, was leider bei ZIEGLER's Schnittpräparaten gerade der Fall war.

5) Die Abbildungen ZIEGLER's werden, wie wir gleich sehen,

eigentlich erst dadurch verständlich, dass wir die an mehreren Orten gezeichneten großen Zellen (x) nicht als identisch auffassen, wie er es thut, sondern auf zwei differente Zellen zurückführen, die wohl ohne Weiteres den Zellen *I* und *II* in Fig. 1 gleichgesetzt werden dürfen.

Sehen wir uns nunmehr ZIEGLER's Fig. 37 (= Textfig. 1) etwas näher an. Der »äußerst feine, flimmernde Kanal φ verläuft sehr nahe am Ektoderm von vorn oben nach hinten unten« und entspricht daher dem Kanal *Ia* unserer Fig. 1. Die Richtigkeit dieser Annahme wird noch ganz besonders erwiesen durch die »zwei Klümpchen einer eigenthümlichen, lichtbrechenden, tingirbaren Substanz ω«, die in Fig. 37 in der Nähe des oberen Endes des Kanals φ verzeichnet sind. Sie hängen an einer (von ZIEGLER nicht bezeichneten) Zelle, in der selbst ein Kern vorhanden sein soll.

Es widerspricht wohl nichts der Annahme, dass diese Klümpchen identisch seien mit den Körperchen r in Fig. 3. ZIEGLER hat also bereits die »kontraktilen Ringe« gesehen, ohne dass er sie, der in nächster Nähe erfolgten Unterbrechung des Kanals φ wegen, mit diesem in sicheren Zusammenhang hätte bringen können.

Die Zelle, an welcher die eigenthümlichen Körperchen bei ω hängen, ist ohne Zweifel identisch mit der kleinen Blase *bl* in Fig. 1, die nach meinen Beobachtungen allerdings bloß der vacuolisirte Theil einer Zelle ist. Auch die Anschauung ZIEGLER's über die Vertheilung der Wimpern im Kanal φ kann ich nicht bestätigen.

Da der Kern x in Fig. 37 unmittelbar an der unteren Grenze des Kanals φ liegt, so muss er identisch sein mit dem Kern *I* unserer Figuren. Eben so könnten die (von ZIEGLER nicht bezeichneten) in unmittelbarer Nähe des Kernes x gelegenen, auffallend gestreckten Zellen wohl in Zusammenhang gebracht werden mit den Aufhängezellen α und β der Fig. 1.

ZIEGLER glaubt nun, der Kern x seiner Fig. 38 *A* sei identisch mit dem Kern x der besprochenen Abbildung. Das kann aber nur dann der Fall sein, wenn der Kanal φ (Fig. 38 *A*) identisch ist mit dem Kanal φ der Fig. 37, was ZIEGLER offenbar annimmt, und worauf die gleichnamige Bezeichnung der beiden Kanäle φ sowohl als der ihnen gegenüberliegenden Öffnungen ψ hinweist.

Diese Deutung ZIEGLER's kann wohl kaum richtig sein; denn auf den ersten Blick erweisen sich jene zwei Kanäle als total verschieden. Während φ in Fig. 38 *A* ein die Zelle durchbohrender Kanal ist, scheint φ in Fig. 37 nichts weniger als ein intercellulärer Gang zu

sein. Aus der bildlichen Darstellung dieses Kanals geht vielmehr hervor, dass er eine Verlängerung der großen Zelle ist, was bei dem analogen Theil (*Ia*) der Urniere in Fig. 1 ja in der That der Fall war. Es mangelt dem Kanal φ der Fig. 38 *A* ferner nicht nur jegliche Flimmerung, sondern er entbehrt ganz besonders auch der beiden charakteristischen Klümpchen. Die gestrichelte, trichterförmige Erweiterung (Fig. 38 *A*) darf als rein hypothetisches Gebilde überhaupt nicht in Betracht gezogen werden. Es würde übrigens schwer fallen, dieselbe mit irgend einem in Fig. 37 dargestellten Theil in Einklang zu bringen.

Viel wahrscheinlicher ist die Annahme, dass in φ (Fig. 38 *A*) überhaupt ein neuer Kanal vorliegt, und dass er dem in unserer Fig. 1 gezeichneten Kanal *IIa* entspricht; denn von dem Hinterende der großen Zelle geht kein Kanal durch das Ektoderm nach außen, wie ZIEGLER meint. Er bemerkt zwar, dass man diesen Kanal auf den Schnitten erkennen könne, und dass ferner die äußere Öffnung desselben am lebenden Thier zwischen den Ektodermzellen zu sehen sei, aber eine Abbildung dieses Kanals findet sich in ZIEGLER's Abhandlung nirgends, und die Möglichkeit, eine so feine Öffnung am lebenden Thier sicher zu sehen, scheint mir recht zweifelhaft zu sein. Da ZIEGLER diesen Porus mit ψ bezeichnet (Fig. 38 *B*), so betrachtet er ihn offenbar als identisch mit den Öffnungen ψ in den Fig. 37 und 38 *A*, und dadurch wird auch der endgültige Beweis erbracht, dass ZIEGLER seine Fig. 37 und 38 *A* vollständig identificirt hat.

Entspricht nun aber der Kanal φ in Fig. 38 *A* dem Kanal *IIa* unserer Fig. 1, so kann der Kern x der Fig. 38 *A* nicht identisch sein mit dem Kern x in Fig. 37. Wir haben dann vielmehr zwei verschiedene Kerne vor uns, von denen Kern x in Fig. 37 den Kern *I*, Kern x der Fig. 38 *A* dagegen dem Kern *II* unserer Fig. 1 entspricht. Der Kern x der Fig. 38 *A* gehört demnach der großen, hinter und unter dem Kern x der Fig. 37 gelegenen Protoplasmamasse an, und die Fig. 38 *A* ist die Fortsetzung des in Fig. 37 dargestellten Theiles der Urniere nach hinten und unten. Die sich in einer gewissen Entfernung von der Zelle bemerkbar machende trichterförmige Erweiterung des Kanals φ der Fig. 38 *A* kann uns in dieser Annahme nur bestärken.

ZIEGLER wurde in seiner Untersuchung über die Urniere von Cyclas cornea, wie wir sehen, nur irre geführt durch die zum Verlauf des Organs mehr oder weniger schief stehenden Schnitte, aber

gerade dadurch liefert uns die Arbeit den gewünschten, vollgültigen Beweis für die wiederholt aufgestellte Behauptung, es sei kaum rathsam, die Urniere aus Bruchstücken zusammenzusetzen, diese letzteren mögen noch so unzweifelhaft vorliegen.

Was ZIEGLER »mit ausgezeichneten optischen Mitteln an einer günstigen Schnittserie über das obere Ende (des wimpernden Kanals) beobachten konnte, ist in Fig. 35 (= Textfig. 3) dargestellt (ZEISS, homog. Imm. 1/18, Oc. IV, ABBÉ'scher Beleuchtungsapparat)«, und man erkennt auch wirklich ohne Weiteres die große Übereinstimmung dieser Abbildung mit dem entsprechenden in unseren Fig. 1 und 4 dargestellten Theil der Urniere, nur mündet bei * (Fig. 35) der »schmale, kanalartige Raum« nicht ins primäre Schizocoel (was auch ZIEGLER für das Wahrscheinlichere hielt), sondern in die kleine Blase *bl* unserer Fig. 1, 2 und 7.

V. Résumé.

1) Die Urniere von Cyclas cornea Lam. ist nicht rudimentär, sondern ein kräftig funktionirendes Organ.

2) Bis jetzt konnte sie nur auf der einen (linken) Seite der Trochophora konstatirt werden.

3) Die Urniere öffnet sich in das primäre Schizocoel mittels einer wimpernden Zelle; in der »Kopfblase« mündet sie durch einen feinen Porus des Ektoderms nach außen.

4) Die mittlere Partie, das sog. Hauptstück der Urniere, besteht aus zwei großen Zellen mit zwei trichterförmigen Fortsätzen, die beide in feine Kanäle übergehen. Derjenige der unteren (hinteren) Zelle kommunicirt mit dem Wimpertrichter, derjenige der oberen Zelle erreicht eine kleine Blase. Der von hier nach dem ausmündenden Porus sich erstreckende Kanal steht Anfangs fast in einem rechten Winkel zum vorigen.

5) Die in der Leibeshöhle der Larve sich ansammelnden Sekrete werden gehoben:

a. Durch einen Strudelapparat der untersten Zelle,
b. durch eine korkzieherartig gewundene Geißel, die im Trichterfortsatz der unteren großen Zelle verläuft,
c. durch einen Büschel starker Wimpern im Fortsatz der oberen großen Zelle,
d. durch zwei kontraktile Ringe an der Einmündungsstelle der beiden Kanälchen in den kleinen Hohlraum der Kopfblase gelegen,

6) An der Bildung der Urniere betheiligen sich sowohl mesodermale als auch ektodermale Zellen. Der ganze in der Larvenhöhle suspendirte Abschnitt des Organs entsteht, wenn wir von den Aufhängezellen absehen, aus zwei Mesodermzellen. Von diesen liefert die eine den Strudelapparat, die andere das sog. Hauptstück der Urniere. — Die kleine Blase mit dem nach außen mündenden Kanal nimmt ihren Ursprung aus zwei Zellen des Ektoderms.

7) Das Hohlraumsystem der Cyclas-Urniere ist durchwegs ein intracelluläres.

Frauenfeld (Schweiz), im April 1897.

Litteraturverzeichnis.

1. B. Hatschek, Über Entwicklungsgeschichte von Teredo. in: Arb. Zool. Institut Wien. Bd. III. 1. Heft. 1880.
2. H. E. Ziegler, Die Entwicklung von Cyclas cornea Lam. in: Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.
3. R. v. Erlanger, Études sur le développement des Gastéropodes pulmonés. in: Arch. de Biologie. T. XIV. p. 127—138. 1895.

Im Übrigen verweise ich auf das Litteraturverzeichnis der Arbeit v. Erlanger's.

Erklärung der Abbildungen.

Durchgehende Bezeichnungen:

bl, kleine Blase im ausmündenden Theil der Urniere;
cg, Zellen des Cerebralganglions;
F, Fuß;
K, Kopfblase;
L, Leberausstülpung;
m, Mund (resp. Zellen, die den Mundeingang begrenzen);
p, Ausmündungsporus der Urniere;
Un, Urniere;
v, Vacuole.

Tafel III.

Fig. 1. Längsschnitt parallel der Medianebene durch die linke Seite der Trochophora. Es ist zugleich ein Längsschnitt durch die Urniere. Das Präparat war mit Boraxkarmin gefärbt. *I* und *II*, die zwei großen Zellen, welche das sog. Hauptstück der Urniere bilden. *Ia* und *IIa*, ihre trichterförmigen

Fortsätze. *α* und *β*, die Kerne der Aufhängezellen dieser Partie. *ex*, ausmündender Kanal der Urniere. *III*, Zelle, die den Strudelapparat der Urniere bildet. Sie repräsentirt den innersten Abschnitt der Urniere. *h*, Zellenhöcker, welcher die Zelle *III* an der (linken) Leibeswand befestigt. Vergr. 260/1.

Fig. 2. Die in Fig. 1 dargestellten oberen äußeren Partien der Urniere stark vergrößert. *r* und *r'*, kontraktile Ringe; *w*, Wulst an der oberen Wand des Trichterfortsatzes *Ia*. In ihm entspringen starke Wimpern. Vergr. 500/1.

Fig. 3. Querschnitt durch die Trochophora. Er entspricht einem ungefähr in der Richtung *a*—*b* senkrecht zur Tafelebene durch die Fig. 1 gelegten Schnitt. Das Präparat war mit Hämalaun gefärbt. *III*, wimpernde Zelle. Sie entspricht der Zelle *III* in Fig. 1. *α*, Aufhängeapparat der Zelle *III*. *vd*, einzelne Zellen, die den Vorderdarm begleiten (vgl. hierzu die Fig. 9). Vergr. 260/1.

Fig. 4. Stark vergrößertes »Hauptstück« der Urniere. *l*, Loch in der Scheidewand zwischen den beiden großen Zellen (die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 1). Vergr. ca. 600/1.

Fig. 5. Zelle *III* der Fig. 1 stark vergrößert. *v*, Vacuolen. Vergr. ca. 600/1.

Fig. 6. Erster Schnitt durch den der linken Leibeswand aufsitzenden Zellenhöcker *h* (Fig. 1). *z*, eine Zelle dieses Höckers, welche dieselbe Metamorphose anstrebt, wie die ihr benachbarte Zelle *III* (Fig. 1). Vergr. 260/1.

Fig. 7. Kombination von Fig. 1 und 3. Durch gestrichelte Linien wurden angedeutet: Vorderdarm, Leberausstülpung, Enddarm und Schalendrüse. Die Urniere (*Un*) liegt links neben diesen Organen. Vergr. 260/1.

Fig. 8. Stück eines Längsschnittes durch die linke Seite der Trochophora. Das Stadium ist etwas jünger als die in Fig. 1 und 3 dargestellten. Das Präparat war mit Boraxkarmin gefärbt. Vergr. 260/1.

Fig. 9. Längsschnitt durch die linke Seite der Trochophora. Der Schnitt steht etwas schief zur Medianebene. Am oberen und vorderen Ende des (auf diesem Schnitte nicht mehr getroffenen) Mesodermstreifens findet sich eine große Mesodermzelle *Mz* in Theilung. Sie liefert die beiden Zellen *I* und *II* (Fig. 1) des »Hauptstückes« der Urniere. Färbung mit Boraxkarmin. Vergr. 260/1.

Fig. 10. Das obere Ende des Kanals *Ia*, die Blase *bl* und der Ausführgang *ex* (Fig. 1) der Urniere sehr stark vergrößert, um die Lage der Klümpchen *r* und *r'* in der Wandung der beiden Kanälchen zu zeigen. Vergr. ca. 1000/1.

Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung der Amphibiengliedmafsen, besonders von Carpus und Tarsus.

Von

Wilhelm Zwick.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Tübingen.)

Mit Tafel IV und V.

Darstellungen der Hand- und Fußwurzel der Amphibien wurden schon von älteren Forschern, wie CUVIER (14), OWEN (30), DUGÈS (15), MECKEL (29) u. A. gegeben. Dieselben waren jedoch entweder rein beschreibender Natur, oder enthielten höchstens in so fern vergleichende Angaben, als sie die bei den Amphibien vorliegenden Verhältnisse den entsprechenden am menschlichen Skelett an die Seite stellten, die hier gebräuchlichen Benennungen auch auf jene übertragend.

Dass ein solches Verfahren, welches einerseits den verbindenden Anschluss an einfache und ursprüngliche Formen vernachlässigte, andererseits die Kluft nicht achtete, welche Anfangs- und Endglieder der großen Wirbelthierreihe trennt, wenig im Interesse einer vergleichenden Forschung liegen konnte, dürfte nach unserer heutigen Anschauung wohl selbstverständlich sein.

In richtiger Erkenntnis dieser Lücken unternahm es daher GEGENBAUR (19) in seinem im Jahre 1864 erschienenen klassischen Werke »über Carpus und Tarsus«, das Vorhandene in kritischer Weise benutzend und gestützt auf zahlreiche selbständige Untersuchungen, das Hand- und Fußwurzelskelett der Wirbelthiere in methodisch-übersichtlicher Weise von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus zu bearbeiten. Dabei fasste dieser Forscher — und zwar geschah das von ihm auf diesem Gebiete zum ersten Mal — neben

vergleichend-anatomischen auch embryologische Verhältnisse ins Auge. Er stellte den Aufbau der Hand- und Fußwurzel der Salamanderlarve als typisch und ursprünglich auf und benutzte das hieraus gewonnene Schema als Leitfaden bei der Beurtheilung der entsprechenden Extremitätenabschnitte der einzelnen Wirbelthierklassen.

Danach besteht die Handwurzel oder der Carpus aus einer proximalen oder — weil dem Unterarm direkt folgenden — auch antebrachialen, und einer distalen oder — weil den Metacarpus stützenden — auch metacarpalen Querreihe von Skelettstücken. Ersterer gehören drei Elemente an, von denen die beiden äußeren ihrer Lagebeziehung zum Radius bezw. Ulna wegen als Radiale bezw. Ulnare, und das zwischen beiden eingekeilte Stück als Intermedium bezeichnet wurden. Die Metacarpalreihe setzt sich aus vier Stücken zusammen, die nach GEGENBAUR von der radialen zur ulnaren Seite als Carpale *II—V* gezählt werden. Diese genannten sieben Stücke bilden einen Kreis und umschließen ein inmitten desselben liegendes und desshalb Centrale benanntes Knorpelelement. Die hier gegebene Schilderung des Handwurzelbaues einer Salamanderlarve lässt sich sinngemäß anwenden auf die Zusammensetzung der Fußwurzel. Wir finden bei dieser in der proximalen Reihe ein Tibiale, Intermedium und Fibulare, in der distalen die Tarsalia *I—V*, und umgeben von all diesen wiederum ein Centrale.

Der Hinweis auf eine derartige ursprüngliche Übereinstimmung von Hand- und Fußwurzelbau war für das Gedeihen einer einheitlichen und ersprießlichen Fortarbeit auf diesem Gebiete von größtem Nutzen; und wenn auch spätere Untersucher Abweichungen von GEGENBAUR's Schema feststellen konnten, so waren diese doch nur untergeordneter Art, ohne aber dieses selbst in seinem Grundplan zu erschüttern.

Eine Erweiterung des Schemas bezog sich auf das Centrale, das HYRTL (23) bald nach dem Erscheinen von GEGENBAUR's (19) Werk an der Fußwurzel von Cryptobranchus und Menopoma in der Zweizahl nachweisen konnte. Fernere hierauf gerichtete Untersuchungen ergaben, dass eine Vermehrung des Centrale, sogar zum Theil über die Zweizahl hinaus, noch weiter in der Reihe der geschwänzten Batrachier verbreitet sei. Dies musste zu der Aufgabe führen, die ursprünglich typische Zahl der Centralia und ihre bestimmten Beziehungen zu der Handwurzel festzustellen.

Auf diesen hier nur berührten Erörterungspunkt, sowie auch auf andere sich aufdrängende, werde ich später näher eingehen.

Zunächst möchte ich die Untersuchungsergebnisse aus dem mir verfügbaren Material mittheilen, wobei ich gleich im Voraus beifügen will, dass dieselben nicht auf Vollständigkeit Anspruch machen, und desshalb auch die schwebenden Fragen nicht endgültig lösen können. Dieselben sind vielmehr als Beiträge zur Lösung einer Frage aufzufassen, welche nur durch reichliches Zusammentragen von Einzelbeobachtungen in ihrem ganzen Umfang abgeschlossen werden kann.

Da einzelne Fragen die Untersuchung embryonaler Zustände wünschenswerth erscheinen ließen, so suchte ich denselben an der Hand eines reichen Larvenmaterials von Triton taeniatus und cristatus näher zu treten.

Vergleichende Untersuchungen.

Archegosaurus. Von den ausgestorbenen Formen, die als Vorläufer unserer heutigen geschwänzten Amphibien gelten, sind uns zu wenige so gut erhaltene Hand- und Fußwurzeln als Versteinerungen überkommen, um hieraus durch Vergleich mit den betreffenden Skelettabschnitten der jetzt lebenden Formen nutzbringende Schlussfolgerungen ziehen zu können. Auf einen verhältnismäßig gut erhaltenen Fuß von Archegosaurus wurde ich durch BAUR's (4) Arbeit aufmerksam, in welcher die Beschreibungen und Abbildungen von QUENSTEDT und FRORIEP wiedergegeben sind. Da derselbe Eigenthum der Tübinger paläontologischen Sammlung ist, so wurde es mir durch die dankenswerthe Güte des Vorstandes derselben, Herrn Professor Dr. KOKEN, ermöglicht, eine eingehende Nachprüfung vorzunehmen.

Der Fuß ist, wie bekannt, bei der Spaltung der Gesteinsplatte dadurch so günstig zur Ansicht gebracht worden, dass die Spaltungsebene annähernd mit der Medianfläche des eingeschlossenen Fußes zusammenfiel. Der größere Theil desselben liegt in der zurückgebliebenen, das entsprechende ergänzende Negativ in der abgehobenen Platte; zur Gewinnung eines richtigen Bildes ist die Zusammenstellung aus beiden nothwendig.

Auffällig ist, dass dieser Fuß von Archegosaurus nur vier deutlich erkennbare Zehen aufweist. Man könnte versucht werden, ein tibialwärts von t_1 gelegenes längliches Stück (*l*, Fig. 1) als Rückbleibsel des Metatarsus einer fünften, bezw. der ersten Zehe anzusehen; andererseits liegt es nahe, dasselbe als Ergänzungsstück des zweiten Metatarsus zu betrachten, da beide bei *z* zusammenzuhängen scheinen. Eine bestimmte Entscheidung für diese oder jene Auffassung

möchte ich nicht geben. Übrigens ist ja durch MEYER[1] schon festgestellt, dass der Hinterextremität von Archegosaurus fünf Zehen angehörten.

Was die Zusammensetzung des Tarsus betrifft, so finde ich, dass hieran im Ganzen neun Stück theilnehmen. Ich stimme mit FRORIEP darin überein, dass die Anhängsel *a* und *b* (Fig. 1 *a*) mit ihren größeren Nachbarstücken in Zusammenhang zu bringen sind; unzweifelhaft ist dies für *b*. Auch die Stücke *x* und *t* (Fig. 1 *a*) sind zusammen als ein einziges zu betrachten. Eine Trennung wurde dadurch vorgetäuscht, dass an der Stelle von *x* die Platte eine glatte, und nicht jene, den anderen Stücken zukommende, poröse Beschaffenheit darbietet; im unteren Bereich von *x* lässt sich jedoch deutlich wahrnehmen, wie die poröse Masse auch auf *t* übergreift. Außerdem stellt die scheinbar vorhandene Trennungslinie zwischen *x* und *t* nur einen Riss in der Platte dar; es wird dies dadurch zur Gewissheit, dass in der abgehobenen Hälfte der Gesteinsplatte an Stelle der beiden nur ein einheitliches großes Stück vorhanden ist. Auffallend an der Skizze FRORIEP's ist noch, dass der Zwischenraum zwischen *4* und *IV* (Fig. 1 *a*) so groß ist. Thatsächlich füllt denselben eine Gesteinserhöhung *y* (Fig. 1) aus, welche bei der Spaltung stehen geblieben war; nach deren Abmeißelung lässt sich in ihrem Inneren eine poröse Masse feststellen, die ohne Zweifel mit t_5 (Fig. 1) im Zusammenhang stand. Damit ist auch für mt_5 ein enger Anschluss an den Tarsus gewonnen.

Die Deutung der einzelnen Stücke kann nach dem Gesagten keine Schwierigkeiten bereiten. Die Elemente *f*, *i* und $(t + x)$ Fig. 1 bilden die proximale Tarsusreihe und entsprechen dem Fibulare, Intermedium und Tibiale. In der distalen Reihe finden sich vier Stücke, zu jedem Metatarsale ein zugehöriges Basalstück, davon ist Tarsale *V* am größten. Die noch übrig bleibenden Stücke *c* und c_1 sind als Centralia zu deuten.

Menopoma (Fig. 2). Die Handwurzel des mir vorliegenden ausgewachsenen Exemplars enthält, und zwar übereinstimmend rechts wie links acht Carpalia. Hiervon sind das Ulnare und Intermedium dem distalen Ende der Ulna angefügt — im Gegensatz zu GEGENBAUR's Angabe, wonach letzteres zwischen beiden Vorderarmknochen emporragen soll —, während das Radiale die distale Gelenkfläche des Radius vollständig für sich allein in Anspruch nimmt. Von den Carpalstücken der distalen Reihe unterhalten nur die

[1] Vgl. BAUR (4).

beiden mittleren strengere Beziehungen zu den zugehörigen Mittelhandstücken, während Carpale *I* und Carpale *IV* nur mit dem kleineren ulnaren bezw. radialen Antheil ihrer distalen Gelenkfläche dem proximalen Ende des entsprechenden Metacarpale aufliegen. Hervorzuheben ist neben dem distalwärts sehr hervortretenden Auseinanderweichen der beiden Vorderarmstücke deren Verhalten zu den Handwurzelstücken sowie die Anordnung der letzteren selbst. Diese sind, wie sich leicht erkennen lässt, in drei parallelen Längsreihen gestellt. Die eine davon setzt die Richtung des Radius fort und besteht aus Radiale und Carpale *I*; in ihrer Fortsetzung würde sie in den ersten Finger auslaufen. Die beiden anderen Längsreihen stehen in der Verlängerung der Ulna, die radiale derselben enthält das Intermedium des Centrale und Carpale *II*, während die ulnare, die gegen den ulnaren Seitenrand in geringem Maße ausbiegt, das Ulnare Carpale *IV* und Carpale *III* aufnimmt. Beide Handwurzeln enthalten das Centrale nur in der Einzahl, die Fußwurzeln dagegen haben eine Vermehrung dieses Stückes zu verzeichnen. Der rechte Tarsus (Fig. 3) enthält drei Centralia; davon nimmt eines den ursprünglich centralen Standort ein (c, Fig. 3), das zweite liegt lateral (c_1), das dritte distal von diesem (c_2). Im linken Tarsus (Fig. 4) lassen sich nur zwei Centralia zählen, die unter einander liegen. Auch im Tarsus lässt sich die Anordnung in drei Längsreihen deutlich wieder finden.

In der neuesten Auflage des Grundrisses der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere (p. 190) führt WIEDERSHEIM (38) einen Fall an, wo ein junges, nur 12 cm messendes Exemplar von Menopoma im Carpus wie Tarsus beiderseits nur ein Centrale besaß.

Siredon pisciformis. Von diesem Thiere konnte ich neun Zuchtexemplare untersuchen, von denen einige der Besonderheiten wegen, die sie an Hand bezw. Fuß boten, eine genauere Beschreibung beanspruchen können.

1. Exemplar. Die Handwurzeln dieses sehr alten wohlgenährten Exemplars lassen nichts Bemerkenswerthes verzeichnen. Die Zahl der Carpalstücke beträgt beiderseits acht. Das Centrale ist verhältnismäßig klein; mit Ausnahme des Intermedium sind sämmtliche Stücke knorpelig.

Die rechte Hinterextremität weist nur vier Zehen, und diesen entsprechend auch nur vier distale Tarsalstücke auf. Dem Metatarsale *III*, dessen distale Epiphyse etwas verdickt erscheint, folgen zwei Anfangs mit den Metacarpalia verwachsene, späterhin gabelig

auslaufende Äste, die je drei Phalangen besitzen. Es mag vielleicht zutreffen, dass zwischen dieser Abnormität und dem Fehlen einer fünften Zehe ein Zusammenhang besteht, sei es nun, dass dieselbe von Anfang an vorhanden war, oder dass erst nach Verlust der fünften Zehe der Regenerationsprocess in dieser Richtung eintrat; dabei deutet allerdings nichts auf eine Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter Tarsalstücke zum einheitlichen Tarsale *III* hin.

Eine überaus reiche Vermehrung der Fußwurzelstücke bietet die linke Hinterextremität; es lassen sich im Ganzen 15 einzelne Elemente zählen (Fig. 5). Die distale Reihe weist nur ein accessorisches Stück auf (*ta*), welches wie die übrigen Angehörigen dieser Reihe von runder Form ist und mit dem Metatarsale *I* in Berührung steht, so dass das eigentliche Tarsale *I* die proximale Epiphyse des Metatarsus *I* überhaupt nicht erreicht. In der Antebrachialreihe liegen vier einzelne Stücke, das überzählige erscheint zwischen Intermedium und Ulnare eingekeilt. Die übrige Vermehrung betrifft den mittleren Fußwurzelantheil, in dessen Bereich sich also statt des in der Regel einheitlichen Centrale fünf Elemente zählen lassen. Eine solch reiche Vermehrung der Hand- bezw. Fußwurzelstücke, wie im vorliegenden Falle, war bisher meines Wissens beim Axolotl nicht bekannt. BAUR (4) erwähnt einen ähnlichen Fall, in dem der Carpus eines über 50 Jahre alten Exemplars von Cryptobranchus maximus drei und der eine Tarsus fünf accessorische Knorpelstücke enthielt.

Bei einem zweiten noch verhältnismäßig jungen Exemplar erstrecken sich die vorhandenen Abweichungen nur auf die Vorderextremitäten. Dabei kann die linksseitige außer Acht gelassen werden, da es sich hier um einen noch nicht vollendeten Regenerationsprocess handelt, wie sich an der reichen, noch nicht differenzirten Blastemmasse, die den Carpus zusammensetzt, sowie an den drei vorhandenen zarten Fingern erkennen lässt. Die rechte Vorderextremität besitzt fünf Finger, der überzählige ist der ulnaren Handseite angefügt, sein Metacarpus ist mit demjenigen des vierten Fingers verwachsen. Der Finger selbst, der sehr zart ist, besteht aus einem Metacarpus und zwei Phalangen; die Zahl der Carpalia ist dabei nicht vermehrt.

Ebenfalls eine Vermehrung der Fingerzahl finden wir bei einem dritten Exemplar (Fig. 6). Während der vorerwähnte Finger Beziehungen zu Muskeln nicht unterhielt, lassen sich hier nach dieser Richtung keinerlei Unterschiede von den übrigen vier Fingern erkennen; so schickt z. B. der Musc. palmaris superficialis platte Sehnen

zu sämmtlichen vorhandenen fünf Fingern. Dazu kommt noch, dass auch die Zahl der distalen Carpalstücke um eines vermehrt ist, so dass jedem Metacarpus auch ein Carpale zukommt. Zu entscheiden wäre noch, welcher der fünf Finger als überzählig anzusehen ist. Da accessorische Finger und Zehen, wie die Erfahrung lehrt, an den seitlichen Hand- bezw. Fußrändern auftreten, so könnte man daran denken, dass ein sonst fehlender erster oder fünfter Finger sich den übrigen zugesellt hat. Die charakteristische, langgestreckte und distal etwas zugespitzte Gestalt des Carpale *I* sowie dessen Verhalten zum Metacarpale *I* weichen jedoch in keiner Weise von dem gewöhnlichen ab, wesshalb nicht wohl anzunehmen ist, dass der erste Finger der überzählige sei; somit käme zunächst nur noch der fünfte oder einer der mittleren in Frage. Die Zahl der Phalangen bei Siredon pisciformis ist gewöhnlich in radio-ulnarer Reihenfolge 2, 2, 3, 2; in vorliegendem Falle von Pentadactylie: 2, 2, 2, 3, 2. Danach wäre also viel wahrscheinlicher, dass der zweite oder dritte Finger neu hinzukam. Damit wäre zugleich die Vermuthung, dass es sich hier um Rückschlag handeln könne, hinfällig. Zu erwähnen ist noch, dass an dieser linken Vorderextremität zwei Centralia in querer Anordnung sich vorfinden (c und ce_1). Die rechte Vorderextremität bietet keine Besonderheiten; Verknöcherungspunkte zeigen Intermedium, Centrale und Ulnare.

Ein viertes Exemplar besitzt an einer Hand nur drei Finger, die von der medialen zur lateralen Seite ein, zwei, drei Phalangen zählen lassen. Die vorhandenen Handwurzelstücke *r*, *i*, *u*, Centrale und drei Carpalia sind sämmtlich knorpelig. Die übrigen Extremitäten dieses Thieres zeigen normale Beschaffenheit, das Centrale findet sich durchweg nur in der Einzahl.

Außer diesen näher beschriebenen habe ich noch sechs weitere Exemplare von Siredon piscif. untersucht, welche an den Handwurzeln stets acht Stück zählen lassen; von diesen sind entweder sämmtliche knorpelig oder einzelne zeigen Verknöcherungspunkte. Die Reihenfolge in der Verknöcherung ist beim Axolotl deutlich wahrzunehmen, und zwar ergiebt sich stets, dass dieselbe nur die Glieder des mittleren und ulnaren Strahles trifft, niemals auch diejenigen des radialen. Am häufigsten zeigten einen Verknöcherungspunkt das Intermedium, dann das Ulnare und Centrale, zuweilen auch die Carpalia, ausgenommen dasjenige des ersten Fingers.

An den Hinterextremitäten dieser sechs Exemplare konnte ich nur einmal eine Verdoppelung des Centrale beobachten. Die Ver-

hältnisse in der Verknöcherung entsprechen ganz den für die Vorderextremitäten angeführten.

Wie bei Menopoma, lässt sich auch beim Axolotl eine Anordnung der Carpus- und Tarsuselemente in drei Längsreihen leicht erkennen.

Triton. *1. Carpus.* Von der Gattung Triton konnte ich unsere sämmtlichen vier Arten, Triton taeniatus, cristatus, helveticus und alpestris in großer Anzahl untersuchen; stets zeigten sie den übereinstimmenden Aufbau der Handwurzel aus sieben Stücken. GOETTE (21) hat in Taf. V, Fig. 29 einen Carpus von Triton cristatus abgebildet, in dem nur fünf Theile angegeben sind ([$r + c_1$), $c + u$, C, c_2, c_3, c_4); eine derartige Zusammensetzung der Handwurzel von Triton cristatus konnte ich eben so wenig finden wie die Verschmelzung von Radiale und Carpale *I*, welche nach GEGENBAUR (19) für Triton taeniatus zutreffen soll. Bemerkenswerth ist für sämmtliche Tritonen, dass das Carpale *I* mit seiner distalen Gelenkfläche das zugehörige Metacarpale *I* nur in ganz geringer Ausdehnung berührt; GOETTE (21) und GEGENBAUR (19) bezeichnen dieses Verhältnis als ein sekundäres; auf Grund meiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen stimme ich STRASSER (33) bei, wonach schon von Anfang an das Carpale *II* Beziehungen zum Metacarpale *I* unterhält und dadurch das Carpale *I* verdrängt.

Die Zahl der Phalangen ist für sämmtliche Tritonen in radioulnarer Reihenfolge 2, 2, 3, 2; ich hebe dies besonders hervor, da BAUR (4) für den ersten Finger von Triton taeniatus und palmatus nur eine Phalange verzeichnet.

Tarsus. Den verschiedenen vorhandenen Beschreibungen vermag ich nichts Neues hinzuzufügen; für den Tarsus von Triton palmatus fand ich im Gegensatz zu WIEDERSHEIM (36) stets acht Theile wie bei den übrigen.

Salamandra. Die Untersuchung erstreckte sich auf viele Exemplare von Salamandra atra und maculosa; nie waren jedoch Abweichungen in Hand- und Fußwurzel von den vielfachen Abbildungen und Beschreibungen anderer Untersucher festzustellen.

Beifügen möchte ich noch, dass sich für Triton wie für Salamandra die Längsreihenanordnung im Carpus und Tarsus verfolgen lässt; dieselbe ist für den Carpus in so fern abgeändert, als der ulnare und mittlere Strahl nicht mehr ganz getrennt neben einander verlaufen, vielmehr in dem hier verschmolzenen Ulno-intermedium konvergiren. Die Verknöcherung ist stets am weitesten vorgeschritten, bezw. allein vorhanden in den beiden ulnaren Strahlen, während der

radiale am längsten knorpelig bleibt; entsprechend liegen diese Verhältnisse für die Hinterextremität.

Zusammenfassung.

1) Über das Os centrale. Nach dem Auffinden eines doppelten Centrale lag es nahe, die Annahme einer ursprünglichen Einheitlichkeit dieses Stückes, wie sie das Schema Gegenbaur's (19) wiedergiebt, fallen zu lassen und dafür dessen ursprüngliche Doppelnatur als wahrscheinlich anzunehmen, wobei allerdings auf Grund anderer Befunde die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden durfte, dass vielleicht noch mehr als zwei Centralia dem Hand- bezw. Fußwurzelabschnitt älterer Formen ursprünglich einverleibt sein konnten. Von den Forschern, welche diesen Fragen zuerst nahe traten, sprachen sich Wiedersheim (37) und dessen Schüler Kehrer (26) auf Grund zahlreicher Untersuchungen an niederen Urodelenformen in diesem Sinne aus; seine Mittheilung über die Vermehrung des Os centrale im Carpus und Tarsus des Axolotl schließt Wiedersheim (37) folgendermaßen: »Diese Vielheit der Centralia im Carpus und Tarsus weist dem Axolotl eine in der Stammesgeschichte der geschwänzten Amphibien sehr weit zurückliegende Stellung an und nähert ihn einerseits den ostasiatischen Salamandriden, andererseits den Derotremen (Menopoma, Cryptobranchus). Das ungemein häufige Vorkommen eines mehrfachen Centrale deutet übrigens darauf hin, dass die Zeit vielleicht noch gar nicht weit hinter uns liegt, in der jeder Axolotl ein doppeltes oder dreifaches Os centrale besessen hat.« Auch Gegenbaur (20) änderte später sein Schema zu Gunsten eines doppelten Centrale ab. Baur (4) lässt die Frage nach der ursprünglichen Zahl der Centralia vorläufig noch unentschieden. Emery (17) dagegen vertritt neuerdings bestimmt die Ansicht, dass das Centrale bei den ursprünglichen Formen der Urodelengruppe zwei- oder vielfach vorhanden war.

Bei der Beurtheilung eines mehrfachen Centrale stehen nun folgende drei Möglichkeiten offen:

1) Die Vermehrung des Centrale bedeutet einen Rückschlag auf ursprüngliche Formen.

2) Das zwei- oder mehrfache Centrale ist eine phylogenetische Neuerwerbung, die nunmehr in der Reihe der Amphibien typisch zu werden beginnt.

3) Das Vorkommen eines mehrfachen Centrale beruht auf einem sekundären Vorgang des Zerfalls.

Für die erste Erklärung wird hauptsächlich geltend gemacht, dass in der Phylogenese des Carpus die Tendenz zur Reduktion der Zahl und zur Verschmelzung der Stücke unter einander hervortrete und sich nur in wenigen Fällen eine Vermehrung der Zahl durch Neubildung oder Differenzirung beweisen lasse. Dies im Allgemeinen zugegeben, kommt doch, wie die bis jetzt vorliegenden Untersuchungen über den Axolotl übereinstimmend mit den meinigen ergeben, nicht selten eine Vermehrung sogar zuweilen über die Zwei- und Dreizahl hinaus vor, und zwar dies bei älteren und alten Thieren, während, wie BAUR (4) mittheilt, bei jungen Thieren nie mehr als ein Centrale sich im Carpus und Tarsus nachweisen ließ. Eine Bestätigung hierfür würde auch der von mir mitgetheilte Fall bei Menopoma im Zusammenhalt mit dem von WIEDERSHEIM (38) angeführten erbringen. Auch ist die Annahme, dass ursprünglich Formen vorhanden waren, welche mehrere Centralia besaßen, bis jetzt noch in keiner Weise einwandfrei durch paläontologische Befunde gestützt. Bei der Besprechung der Fußwurzel von Archegosaurus stellt BAUR (4), meiner Ansicht nach mit Recht, in Frage, ob der Tübinger Fuß normal sei. Zugleich weist er darauf hin, dass das Vorkommen eines mehrfachen Centrale in dieser Fußwurzel ganz wohl auf einen sekundären Zerfall zurückgeführt werden könne.

Der zweite Erklärungsversuch würde es in sich schließen, dass Zustände, die sich bei den niederen Urodelenformen einzubürgern begannen, bei den höheren eine bleibende, bestimmtere Gestalt gewonnen haben. Man müsste demnach erwarten können, dass z. B. die Salamandrinen oder Tritonen stets oder häufig ein zweites Centrale besitzen. Dies trifft aber keineswegs zu, ja es ist sogar meines Wissens bei diesen Gruppen ein vermehrtes Centrale noch niemals zur Beobachtung gekommen. Eine Zusammenstellung der höheren und niederen Formen lässt vielmehr die Thatsache zum Ausdruck kommen, dass eine Vermehrung des Centrale da vorkommt, wo der Carpus ganz oder zum größten Theil aus knorpeligen Elementen sich aufbaut, und wo der Gebrauch der Gliedmaßen sich weniger im Auftreten auf festem Boden äußert, während andererseits für diejenigen Formen, welche dem Landleben mehr angepasst sind, solche Erscheinungen nicht zu finden sind. Im Anschluss hieran könnte man auf den Gedanken kommen, dass die niederstehenden Urodelenabtheilungen in einem allgemeinen Rückbildungsprocess begriffen seien, dass sie von höheren Landformen ausgingen, und dass nun mit der Anpassung an das Wasserleben die in Rede stehenden

Umwandlungen an Hand- und Fußwurzel sich vollzogen haben. Es müssten sich unter dieser Voraussetzung analoge Vorgänge, z. B. bei den Wassersäugethieren, finden lassen; es ergiebt sich aber aus den Untersuchungen KÜKENTHAL's (26a), dass diese wohl eine reiche Vermehrung der Fingerglieder, aber nicht auch derjenigen der Handwurzel aufweisen.

Viel näher liegend, besonders auch weil durch Thatsachen gestützt, scheint mir die Annahme, dass die Vermehrung des Centrale auf einem sekundären Zerfall beruht. WIEDERSHEIM (38), dessen ursprüngliche Stellungnahme zu dieser Frage ich oben wiedergegeben habe, ist bei weiteren Untersuchungen am Axolotl zu anderer Ansicht gelangt. In der neuesten Auflage seines Werkes über vergleichende Anatomie spricht er sich folgendermaßen aus: »Die Thatsache, dass die Häufigkeit eines doppelten Centrale mit dem Alter des Thieres stetig zunimmt, während wir demselben bei jungen Thieren nur ausnahmsweise begegnen, alles Dies kann die oben als typisch hingestellte ursprüngliche Doppelnatur dieses Stückes als zweifelhaft und eine Art sekundärer Abspaltung in mehrere Stücke als plausibler erscheinen lassen.« Dieser Ausspruch findet seine Bestätigung in den von mir mitgetheilten Fällen.

Hinzuweisen wäre noch auf die große Unbeständigkeit in der Zahl der vorkommenden Centralia. Spricht aber diese schon dafür, dass es sich dabei nicht um Fälle handeln kann, die in früherer Zeit bleibend waren, so trägt die Veränderlichkeit in der Lage — sie liegen theils quer neben einander, theils hinter einander, theils in schräger Richtung — nur dazu bei, diese Ansicht zu bestätigen.

Unter Beachtung von all Dem werde ich in der Annahme bestärkt, dass es sich hier nicht um Verhältnisse handeln kann, die bei früheren Formen typisch waren, oder es bei den jetzt lebenden werden wollen, sondern dass das Vorkommen eines mehrfachen Centrale einem Zerfall während des individuellen Lebens zuzuschreiben ist. Über die Ursache desselben vermag ich zwar nichts Bestimmtes zu sagen, jedoch wäre in Erwägung zu ziehen, ob nicht abgeänderte Ernährungsbedingungen, der Mangel an Bewegung hierbei wirksam sind, da die von WIEDERSHEIM und mir mitgetheilten Fälle von Vermehrung des Centrale beim Axolotl sich stets auf in der Gefangenschaft gezüchtete Exemplare beziehen, während BAUR's (4) Material, bei dem nie mehr als ein Centrale zu finden war, aus im Freien gefangenen Thieren bestand. Hierüber könnten nur auf

breiter Grundlage reichen Materials und zahlreicher Versuche angestellte Untersuchungen bestimmte Ergebnisse erzielen.

2) Über die ursprüngliche Zahl der Finger an der Hand der Urodelen. GEGENBAUR (19) nahm bei seinen Untersuchungen über den Carpus und Tarsus an, dass die Hand der Urodelen ursprünglich fünf Finger besaß, und dass der erste Finger bei den heutigen Formen als ausgefallen anzusehen sei. Zur Stütze der letzteren Ansicht weist dieser Forscher auf die Anuren hin, bei denen der erste Finger nur noch als Rudiment erscheine. Eine solche Schlussfolgerung muss aber bedenklich erscheinen, da meiner Ansicht nach — und ich werde dieselbe bei Gelegenheit der Besprechung des Anurencarpus noch näher begründen — durchaus noch nicht feststeht, dass die bei den Anuren als Präpollex bezeichnete Bildung auch in der That das Rudiment eines Fingers darstellt. Ja selbst wenn dies der Fall wäre, so muss doch andererseits daran erinnert werden, dass die Anuren systematisch eine höhere Stellung als die Urodelen einnehmen. Es kann aber gewiss nicht im Sinn des biogenetischen Grundsatzes liegen, dass Zustände, die sich bei jenen finden, unbedingt auch bei diesen ursprünglich vorhanden gewesen sein müssen. Erscheint es dessenungeachtet nicht auffällig, dass die Anuren so viel von dem Ursprünglichen erhalten haben, während die Urodelen, die doch der angenommenen pentadactylen Urform viel näher stehen müssen, entweder gar nichts oder nur selten Reste dieses fünften Fingers bewahrt haben? Mehr Berechtigung hätte die Annahme, dass die Anuren im Laufe der Weiterentwicklung sich den Präpollex angeeignet haben.

Wie wenig sich überdies die Anuren und Urodelen in Beziehung auf ihre Extremitäten gleichen, lässt sich schon aus der entwicklungsgeschichtlichen Thatsache entnehmen, dass bei jenen sich die beiden äußeren, bei diesen die beiden inneren Finger zuerst anlegen.

In Anbetracht des einen von mir angeführten Falles, wo neben einem vollständig ausgebildeten fünften Finger noch das zugehörige Carpale vorhanden war, könnte man an einen Rückschlag denken; wie ich oben ausgeführt, verbieten jedoch andere Gründe eine solche Annahme. Die verschiedensten Variationen in der Zahl der Finger und Zehen, wie ich sie beschrieben und wie ich sie auch von anderen Untersuchern angegeben finde, legen es vielmehr nahe, all diese Fälle zu den Abnormitäten zu rechnen. Dieselben sind zwar in so fern interessant und von Werth, als sie uns zeigen, wie inkonstant die Verhältnisse bei jenen Formen sind, und wie vorsichtig

man bei der Beurtheilung sein müsse. Einen morphologischen Werth können dieselben aber sicherlich nicht beanspruchen. Daraus geht auch hervor, dass wir die Vorgänge, die sich beim Regenerationsprocess abspielen, nicht ohne Weiteres der normalen Entwicklung an die Seite stellen dürfen, wie dies von GOETTE (21) geschehen.

Zwar hat KEHRER (26) bei Cryptobranchus japonicus, Ranodon sibiricus und Isodactylium Schrenckii sowohl am radialen Carpal- als am tibialen Tarsalrand kleine überzählige Knorpel gefunden, und ist auf Grund dieser Funde zu dem Ergebnis gekommen: »So hätten wir also bei der Beurtheilung des Hand- und Fußskeletts der Wirbelthiere künftighin nicht mehr von einer pentadactylen, sondern von einer heptadactylen Urform auszugehen, und von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet werden auch fürderhin die überzähligen Finger und Zehen, sofern sie am äußeren oder inneren Fuß- oder Handrand auftreten, nicht mehr ohne Weiteres als solche, sondern als atavistische Bildungen angesehen werden dürfen.«

Eine solche Folgerung muss aber als übereilt erscheinen, zumal diese Funde sehr vereinzelt sind. HYRTL (23) fand bei Cryptobranchus auch ein derartiges Knorpelstück, betrachtete es aber als »Sesambein der Peroneussehne«. WIEDERSHEIM, der ebenfalls ein überzähliges Knorpelstück bei Ranodon sibiricus nachwies, fügte bei, dass dasselbe in Bindegewebe eingebettet und von diesem schwer abzulösen gewesen sei; eine Deutung dieses Stückes im Sinne HYRTL's (23) dürfte demnach auch nicht zu fern liegen.

Jedenfalls geht KEHRER (26) zu weit, wenn er Hauthöcker, die sich nach seinen Angaben bei einzelnen ostsibirischen Formen im Bereich des Fußabschnittes finden, als Reste eines Prähallux ansieht. Solche Hautwarzen finden sich auch beim Axolotl und den Tritonen, namentlich bei Triton helveticus, stehen jedoch in durchaus keinem Zusammenhang mit dem Skelett, und der Beweis, dass dies jemals der Fall war, dürfte wohl schwer zu erbringen sein.

Es geht somit aus obigen Ausführungen hervor, dass nicht eine einzige wohlbegründete Thatsache für die Annahme einer die Vierbezw. Fünfzahl ursprünglich überschreitende Anzahl von Fingern bezw. Zehen spricht.

Viel wahrscheinlicher, weil besonders durch die Ontogenese gestützt, erscheint mir die Annahme, dass die Vorgänger unserer Urodelen weniger als vier Finger besaßen. Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass sich zuerst nur die beiden ersten Finger anlegen, und dann in größeren zeitlichen Abständen auch

die übrigen folgen. Da der Zustand der Zweifingrigkeit in der Larvenperiode ein ziemlich langer und sich stets wiederholender ist, so dürfte man auf Grund des biogenetischen Grundgesetzes berechtigt sein zu sagen, dass dieser Zustand in der Stammesgeschichte einmal eine längere Dauer hatte.

3) Über die Strahlenanordnung im Carpus und Tarsus. Schon frühere Forscher, wie GEGENBAUR (19), GOETTE (21), WIEDERSHEIM (36) u. A. hatten auf die Längsstrahlenanordnung in Hand- und Fußwurzel aufmerksam gemacht. GOETTE wies sogar entwicklungsgeschichtlich einen ununterbrochenen Zusammenhang der einzelnen Glieder dieser Reihen nach, den ich, wie ich später ausführen werde, nicht bestätigen kann. Hier möchte ich noch einmal an die vorherrschende Ausbildung der beiden ulnaren Strahlen erinnern, welche zu den beiden mittleren Fingern in Beziehung stehen. Wenn wir nun einerseits sehen, dass der Verknöcherungsprocess nur die beiden mittleren Strahlen trifft, und andererseits die überwiegende Länge der beiden mittleren Finger in Betracht ziehen, so dürften wir mit der Annahme nicht fehl gehen, dass diese beiden Faktoren durch ein ursächliches Moment verknüpft sind, das nur in der Funktion liegen kann. Eine Beobachtung des Gebrauchs der Gliedmaßen bestätigt dies, und zeigt, dass beim Abstoßen des Körpers von der Unterlage nur die beiden mittleren Finger in Anspruch genommen sind, während die beiden äußeren nur zur Verbreitung der Stützfläche des ruhenden Fußes dienen. Eine Bestätigung für diese meine Anschauung finde ich bei KEHRER (26), der anlässlich der Besprechung des Carpus und Tarsus von Isodactylium Schrenckii in richtiger Erkenntnis folgendermaßen urtheilt: »Offenbar handelt es sich beim Zustandekommen eines ulnarwärts (fibularwärts) platzgreifenden Ossifikationsprocesses um mechanische Einflüsse, wobei äußere Bedingungen höchst wahrscheinlich eine große Rolle zu spielen berufen sind. Ich will damit sagen, dass bei der Art und Weise der Fortbewegung, d. h. also bei der Abhebelung des Körpers von der Unterlage, die Druck- und Stützverhältnisse sich auf der ulnaren (fibularen) Seite ungleich früher bemerkbar machen werden, als auf der entgegengesetzten.«

Zur Entwicklungsgeschichte des Gliedmafsenskeletts der Tritonen.

Die von GOETTE (21) und STRASSER (38) über die Entwicklung der Tritonextremitäten gegebenen Schilderungen weichen in vielen Punkten von einander ab, ja enthalten sogar in wesentlichen Fragen

geradezu entgegengesetzte Ansichten; vor Allem gilt letzteres auch für die Entwicklung von Hand- und Fußwurzel.

Nach GOETTE (21) würde sich der Entwicklungsgang für die Vorderextremität kurz folgendermaßen gestalten:

Als erste Anlage zeigt sich der Humerus, der bei weiterem Auswachsen der Gliedmaße ununterbrochen in zwei getrennt neben einander verlaufende Äste, einen ulnaren und einen radialen, sich fortsetzt, welche kontinuirlich in den ersten bezw. zweiten Finger übergehen sollen. Durch gegenseitige Annäherung bis zur Berührung an einer umschriebenen Stelle und nachträglich hier stattfindende Verschmelzung bildet sich ein Centrum (Carp. *rm III* GOETTE = Basale commune STRASSER = Carpale *III* GEGENBAUR). Dieses Centrum bewirkt die Trennung zwischen den beiden Fingern einerseits, Handwurzel und Vorderarm andererseits. Die Abgrenzung der beiden letzteren von einander soll sich in der Weise vollziehen, dass die Skelettäste proximal von dem Carp. *rmIII* auf kurze Strecke, aber ohne zu verschmelzen, nahe an einander rücken um in ihrem weiteren Verlauf nach oben bis zum Ausgangspunkt der Gabelung für immer durch eine große Lücke getrennt zu bleiben. Die Berührungsstrecke entspricht der Gegend des Carpus, die zwischen diesen und den Oberarm eingeschalteten beiden Säulen stellen die Anlage von Radius und Ulna dar. Demnach würde sich also die Handwurzel zunächst aus einem radialen und ulnaren Strahl zusammensetzen. Durch Wucherung und Abspaltung soll aus dem proximalen Ende des letzteren ein Seitenstrahl hervorsprossen, der neben diesem entlang verläuft, sich nach oben mit der Ulna, nach unten mit dem Carp. *rm III* verbindet und in den vorletzten Finger auswächst. Der vordere ulnare Strahl wird dadurch zum mittleren und die Handwurzel würde also jetzt aus einem radialen, mittleren und ulnaren Strahl bestehen. Als nächster Vorgang stellt sich in den Skelettästen eine Sonderung in Einzelstücke durch Quertheilung ein, die zunächst zur Abtrennung des Radius und der Ulna von der Handwurzel führt. Fast gleichzeitig damit vollzieht sich die Gliederung der Finger in die einzelnen Abschnitte. In zweiter Linie zerfallen dann auch die Handwurzeläste, und zwar spalten sich vom radialen Ast das Radiale, Carpale *II* und ein Theil des Carpale *III* ab; aus dem medianen Strahl gliedert sich die eine Hälfte des Ulno-intermedium, das Centrale und die andere Hälfte des Carpale *III* ab, aus dem ulnaren der ulnare Antheil des Ulno-intermedium und das Carpale *IV*. Zuletzt entsteht, gleichsam aus dem Carpale *IV* herauswachsend, das Carpale *V* nebst dem letzten Finger.

Dieser Auffassung des Entwicklungsganges gegenüber bestreitet STRASSER (33) namentlich den ursprünglichen Zusammenhang der gesammten Skelettanlage und betont eine selbständige Anlage des Humerus ohne jeglichen Zusammenhang mit der Scapula und auch dessen vom Vorderarm gesonderte knorpelige Bildung. Radius und Ulna sollen distalwärts in die zunächst noch eine einheitliche Masse axialen Blastems darstellende Handwurzel übergehen, deren distaler Abschnitt unmittelbar die beiden Finger ausschickt. An der Basis derselben wird dann ein von Anfang an einheitliches Basale commune deutlich, das sowohl im prochondralen Stadium wie auch bei eintretender Verknorpelung mit den Fingern in Zusammenhang bleibt. In der Folgezeit soll sich in dem noch keinerlei Differenzirung aufweisenden Blastem des übrigen Carpus eine Umwandlung dergestalt geltend machen, dass es nunmehr zur Bildung zweier nur undeutlich von einander gesonderter Zellsäulen kommt, welche zwischen

das Basale commune und das distale Ende von Radius und Ulna sich einschieben; ulnarwärts von diesen bildet sich beim Auswachsen des dritten Fingers eine weitere Säule, so dass sich eine radiale, mittlere und ulnare unterscheiden lassen. Der Verknorpelungsvorgang vollzieht sich in den beiden Vorderarmsäulen je für sich und zunächst noch unabhängig von demjenigen in der Handwurzel; erst nachträglich kommt auch eine zarte Knorpelnetzverbindung mit dieser zu Stande. Im Carpus selbst schreitet die Verwandlung in Knorpelgewebe vom Basale commune proximalwärts auf die mittlere Säule fort, wobei dieselbe im Bereich zweier sich später sondernder Centren besonders intensiv vor sich gehen soll; in gleicher Weise vollzieht sich die Verknorpelung an der radialen Säule und greift zuletzt auch auf die ulnare über. Hervorzuheben wäre, dass nach STRASSER's Auffassung ein knorpeliger Zusammenhang sämmtlicher Theile im Carpus angenommen werden muss. Abgeschlossen wird die Entwicklung durch eine Gliederung in Einzelabschnitte, die im Wesentlichen so vor sich geht, wie sie die obige Darlegung der Anschauung GOETTE's wiedergiebt.

Aus der kurz gefassten Wiedergabe der über vorliegendes Thema bestehenden Litteratur ist also ersichtlich, dass betreffs der Entwicklung der Tritonextremitäten durchaus noch keine einheitliche Auffassung erzielt ist. Zugleich geht aber daraus hervor, dass wir gleich von vorn herein ganz wohl berechtigt sind, mit zwei Möglichkeiten der gegenseitigen Verbindung von Gliedmaßenabschnitten zu rechnen. Die eine Vorstellung geht davon aus, dass eine von Anfang an einheitliche Skelettanlage bis zu einem gewissen Stadium sich auch einheitlich weiter entwickelt und erst durch nachträgliche Sonderung in gleichartige Abschnitte sich abgliedert. Die zweite Art, wie die Gelenke entstehen können, — denn um deren Bildung handelt es sich — wäre die, dass in einem noch nicht zu bestimmtem Gewebe herausgebildeten Blastem sich schon in früher Zeit besondere Skelettanlagen differenziren, die einander entgegenwachsen und sich so erst nachträglich einander angliedern. GOETTE's Ansicht vertritt folgerichtig den ersten Typus der Gelenkbildung, diejenige von STRASSER nimmt gleichsam einen vermittelnden Standpunkt ein, indem sie für einzelne Abschnitte die Abgliederung, für andere die Angliederung als zutreffend bezeichnet. EMERY (17) bestätigt die Befunde STRASSER's.

Diese Meinungsverschiedenheiten mussten zu einer neuen Untersuchung auffordern.

Dass die beiden Forscher abweichende Schilderungen des Entwicklungsganges gaben, findet seine theilweise Erklärung in der Verschiedenheit der von ihnen angewandten Untersuchungsmethoden.

GOETTE (21) ließ die frisch abgeschnittenen Extremitäten kurze Zeit in reinem Wasser liegen und brachte sie dann in toto mit Zusatz von solchem unter das Deckglas, worauf sich die Epidermis ablöste; späterhin wurde dann

noch ein Färbemittel zugesetzt. Ich ahmte dieses Verfahren nach, ohne jedoch selbst im günstigsten Falle Bilder zu erhalten, die auch nur annähernd in Beziehung auf Klarheit und Deutlichkeit Serienschnitten vergleichbar gewesen wären und die den oft erforderlichen Einblick in Einzelheiten gestatteten. In der Folgezeit bediente ich mich daher ausschließlich folgender Methode: Die Larven wurden in erwärmter Sublimatlösung abgetödtet, darin behufs Fixirung etwa 15 Minuten belassen und sodann nach dem Vorgehen STRASSER's, der dabei sehr günstige Bilder erhielt, mit Hämatoxylin nach BÖHMER oder mit PAUL MAYER'schem Hämalaun im Stück gefärbt. Einige Präparate färbte ich auch mit Boraxkarmin, jedoch boten die Hämatoxylinpräparate stets die günstigsten Bilder. Die gewonnenen Resultate beziehen sich daher immer auf Schnitte, die mit letzterem Färbemittel behandelt waren. Dabei will ich aber anfügen, dass ich die von STRASSER (33) angegebene Hämatoxylinreaktion auf Knorpel nicht immer in solchen Fällen erhielt, in denen man sie nach Maßgabe der Entwicklung der Gliedmaßen hätte sicher erwarten können; außerdem kam es vor, dass gewisse Schnitte einer und derselben Reihe die Reaktion erkennen ließen, während sie bei zwischenliegenden nicht eingetreten war; es ist daher bei Folgerungen aus derselben eine gewisse Vorsicht geboten, zu der ja auch STRASSER selbst mahnt; in anderen Fällen, und es war dies die größere Anzahl, war dieselbe überraschend schön gelungen. Die Extremitäten wurden nach entsprechender Vorbehandlung in Paraffin eingebettet und der Fläche nach in Serienschnitte zerlegt, deren Dicke 5—10 μ betrug.

Eigene Untersuchungen. Als erste Spur einer Gliedmaßenanlage zeigt sich eine wulstige Zellwucherung innerhalb der von GOETTE sogenannten äußeren Segmentschicht. Dieselbe macht sich bald in Form eines Höckers schon makroskopisch hinter dem Kiemenapparat bemerkbar. Durch Längsstreckung gewinnt der Gliedmaßenspross eine zapfenförmige Gestalt, und auf diesem Stadium sind in seinem Innern schon gewisse Umbildungen vor sich gegangen. Während die ursprünglichste Anlage sich aus Zellen mit wenig Protoplasma und runden oder in Folge gegenseitigen Druckes polyedrisch erscheinenden Kernen zusammensetzt und als ein gleichmäßiges Ganzes erscheint, lässt sich nunmehr im Inneren dieses Zapfens schon eine axiale dichtere Partie, in der die Zellen eine zur Wachsthumsrichtung quere Abplattung zeigen, von einer peripheren zellärmeren unterscheiden. An das untere Ende dieser Achse, welche den Humerus in seiner ersten Entwicklung darstellt, schließt sich ohne besonders deutliche Abgrenzung von diesem eine Zellmasse an, von einer Beschaffenheit, wie sie die allersten Anfänge der Gliedmaßen darbot. Distalwärts verbreitert sich dieselbe, an manchen Stellen bietet sie in Folge des Vorhandenseins von Lücken ein zerklüftetes Aussehen, lässt aber im Übrigen noch durchaus keine Anordnung in bestimmter Weise erkennen.

Auf dem beschriebenen Stadium bleibt jedoch die Gliedmaße

nicht lange stehen. Ein zunächst noch seichter Einschnitt an ihrem distalen Ende lässt zwei Zacken sich herausbilden, welche als Vorläufer der beiden ersten Finger anzusehen sind. Serienschnitte, welche der Länge nach durch eine so weit entwickelte Gliedmaße — die Länge der Larve beträgt etwa 8 mm — geführt sind, lassen Folgendes erkennen (Fig. 7):

Die Humerusanlage (*H*) tritt schon bei schwacher Vergrößerung durch ihr helleres Aussehen, das sie vor den übrigen auf dieser Stufe erkennbaren Anlagen auszeichnet, hervor. Diese Aufhellung ist in der Diaphyse am weitesten vorgeschritten und nimmt an Intensität gegen die beiden Epiphysen ab. Im Bereich der ersteren hat sich das Knorpelgewebe am weitesten entwickelt, ohne dass jedoch schon vollkommen ausgebildete Knorpelzellen vorhanden wären. Wir finden vielmehr bei Untersuchung mit starken Systemen große runde oder ovale Kerne, die von einem mehr oder weniger breiten hellen Hof ungefärbten Protoplasmas umlagert sind, an das sich nach außen die dichtere Alveolarsubstanz anschließt, welche die einzelnen Zellen von einander trennt[1]. Zwischen den in verhältnismäßig noch geringer Zahl vorhandenen primären Alveolen finden sich zahlreiche dunkle prochondrale Elemente eingekeilt. Gegen die beiden Epiphysen, und zwar schneller gegen die distale als gegen die proximale, gewinnt der Oberarm ein mehr und mehr dunkles Aussehen. Die Kerne nehmen an Menge zu, werden dunkler und kleiner, je näher sie der Peripherie liegen, sind auch stark im Querschnitt abgeplattet und eng zusammengepresst. Der Übergang von der mittleren zu den beiden peripheren Zonen ist jedoch ein ganz allmählicher, und wir vermögen den Vorgang zu verfolgen, wie sich jene auf Kosten dieser entwickelt. Man erkennt das Bestreben der peripheren unter Druck befindlichen Elemente, »mehr Luft zu bekommen«, was sich besonders in der allmählich sich ändernden Form und Größe der Kerne und dem Verhalten des peripheren Protoplasmas ausdrückt. Die Kerne suchen sich von ihren Genossen frei zu machen, behalten zwar zunächst noch eine etwas plattgedrückte Form bei, haben jedoch schon an einer oder beiden Schmal-

[1] Im Lauf der Gewebsentwicklung treten zwischen den einzelnen Kernen Schaltstücke von dichterer Substanz auf, die nach STRASSER durch Umwandlung der peripheren Protoplasmaschichten entstehen soll. Diese Substanz hängt überall zusammen, ordnet sich »in Flächenwinkeln, Drei- und Vierkantern um die Protoplasmabezirke der einzelnen Zellen und bildet durch das ganze Gewebe ein zelltrennendes Alveolenwerk« (STRASSER). In den Alveolen selbs liegen die mit einem Hof hellen Protoplasmas umgebenen Kerne.

seiten dichteres Protoplasma angesammelt, das in einen scharf zugespitzten Fortsatz ausläuft. Während die Kerne eine mehr eirunde Gestalt erlangen, sammelt sich um dieselben ein Hof hellen Protoplasmas, die dichteren protoplasmatischen Fortsätze verschwinden allmählich, dabei verbreitert sich der helle Ring und die Kerne betten sich so in große runde oder polyedrische Alveolen ein.

Gleichzeitig mit dieser Umgestaltung der zusammengepressten dunklen Elemente zu Alveolen macht sich eine Längsstreckung der Säule bemerkbar, die besonders in der sich ändernden Gestalt der perichondralen Randzellenkerne ihren Ausdruck findet (*Rz*, Fig. 8). Dieselben zeigen in der Gegend, wo die großen Alveolen im Innern der Anlage am zahlreichsten vertreten sind, die Neigung, sich mit ihrer Längsachse in der Wachsthumsrichtung zu strecken. Es macht sich dies hauptsächlich in der Umgrenzung der Diaphyse geltend, in geringerem Maße in der Grenzzellenschicht der proximalen Epiphyse, während sie im Bereich der distalen Epiphyse ihre runde Form noch beibehalten haben und sich sehr eng, perlschnurartig an einander reihen. In der Gegend, wo sich das Humerusende gegen die oberen Enden von Ulna und Radius andrängt, ist es nicht so leicht wie in den oberen Theilen, die äußere Begrenzung mit Sicherheit festzustellen, und an dickeren Schnitten mag es sogar unmöglich werden, sie von der dichten Ansammlung der chondrogenen Zellen einerseits und den nunmehr von außen an das untere Ende des Humerus herantretenden embryonalen Muskelzellen, die auf dieser Entwicklungsstufe durchaus noch nichts Charakteristisches an sich tragen, sicher zu trennen. Die Abgrenzung gegen die oberen Enden der Vorderarmsäulen ist besonders desshalb auch schwierig, da noch keinerlei Andeutung der späteren Gelenkspalte sich zeigt. Verhältnismäßig leicht fällt dies gegenüber dem gegen die Streckseite des Humerus emporstrebenden oberen Ende der Ulna, da dieses in seiner geweblichen Entwicklung noch ganz auf der Stufe des axialen Blastems steht und sich dadurch von dem histologisch schon weiter vorgeschrittenen Humerusende deutlich abhebt; das obere Radiusende dagegen ist ungefähr gleich weit entwickelt wie das distale Humerusende. Nur eine genaue Beobachtung an dünnen Schnitten gestattet es, am Oberarm die mehr längsgestreckten Randzellen des Mittelstückes in ihrem Übergang zu jenen runden an der unteren Epiphyse besonders auch da zu verfolgen, wo die Kernreihe in scharfer Abbiegung das untere Ende des Humerus umgreift und begrenzt (vgl. Fig. 7 *Rz*). Es zeigt sich dabei, dass es sich hier nur

um eine dichte gegenseitige Anlagerung der hier zusammenstoßenden Skelettenden handelt; ja man ist sogar im Stande, an besonders dünnen Schnitten noch eine Zwischenzelllage zu erkennen, deren Zugehörigkeit weder zu dem einen noch zu dem anderen Skelettstück aus dem indifferenten Verhalten ihrer Kerne hervorgeht.

Gestützt auf obige Ausführungen ist es mir nicht möglich, einer Ansicht beizustimmen, wonach die Humerusanlage ununterbrochen in die beiden Skelettäste übergehen soll. Es ist dies eine Täuschung, der ich bei der Anwendung der Präparirmethode GOETTE's (21) auch unterlag. Schnitte dagegen — namentlich solche von möglichster Feinheit, etwa 5 μ dick — lassen unter Anordnung starker Systeme leicht ein Bild erkennen, wie es Fig. 7 wiedergiebt. Ich kann daher STRASSER (33) vollkommen beipflichten, wenn er sagt: »Der Humerus stellt also gegenüber der Scapula nicht nur vermöge der abweichenden Anordnung der Zellen, sondern auch mit Bezug auf die gewebliche Entwicklung schon sehr frühe und vor der Verknorpelung ein besonderes Centrum dar.« Ich möchte nur noch beifügen, dass auch die distale Grenze des Humerus gegen die beiden Vorderarmsäulen schon im prochondralen Stadium zu erkennen ist. Es wird diese Thatsache nicht widerlegt durch den Einwand, dass die sich anlegenden Vorderarmsäulen zu dieser Zeit aus einem Gewebe bestehen, welches auch dem Humerus beim Beginn seines Auftretens zukam. Dies beweist ja nur die Gleichartigkeit der Bildungen; für die Bestimmung dagegen, ob eine Anlage als isolirt von einer anderen zu betrachten ist, kann nur ein zeitlicher Unterschied in der Entwicklung oder eine sicher erkennbare Formumgrenzung maßgebend sein.

Vereinigen wir die einzelnen Serienschnitte, um hieraus ein körperliches Bild vom Oberarm zu erhalten, so finden wir, dass derselbe im Verlauf wie auch bezüglich seiner Form noch in keiner vollen Übereinstimmung mit den fertigen Verhältnissen steht. Er nimmt noch nicht jene Winkelstellung zum Vorderarm ein, verfolgt vielmehr noch die Richtung des übrigen Extremitätenstummels; seine Achse würde in ihrer Verlängerung zwischen die beiden ersten Finger eindringen. An seinem unteren Ende sind die beiden Condyli noch nicht ausgeprägt, es fehlt daher auch die Fossa intercondyloidea. Der Gelenkkopf ist angelegt, wenn auch nicht in jener dem ausgebildeten zukommenden Gestalt; die beiden Muskelhöcker an seinem oberen Halse fehlen.

Die Muskulatur ist in der Umgebung des Humerus in voller

Entwicklung, sie befindet sich jedoch viel näher dem embryonalen als dem fertigen Zustand. Am weitesten gediehen ist sie in der Nähe des oberen Humerusendes; hier besitzen die Zellen die Form von lang ausgezogenen Spindeln, an denen der langgestreckte Kern besonders vorspringt; in den in der Nähe des unteren Humerusendes gelegenen Muskelzellen haben die Kerne noch eine runde oder ovale Gestalt.

Zu einer Zeit, wo der Humerus in seiner Form, die zwar von der fertigen noch ziemlich abweicht, schon deutlich bestimmbar ist, sind die Vorläufer der beiden Vorderarmknochen nur annähernd als zwei durch eine kleine Lücke getrennte, gebogene und etwa gleich lange Säulen erkennbar. In der ulnaren derselben (*U*) bieten die Zellen noch ganz das Aussehen des axialen Blastems, im Radius (*R*) dagegen, der auch schon aufgehellt erscheint, sind sie schon in der Querrichtung abgeplattet, daneben sind zahlreiche dunkle, prochondrale Elemente bemerkbar. Die Abplattung der Zellen nimmt gegen das untere Ende der radialen Säule ab, die Zellkerne haben hier noch ihre rundliche Form beibehalten und ermöglichen daher noch keine sichere Erkennung der Grenze zwischen distalem Radiusende und Handwurzel. Die distale Grenze der Ulna lässt sich Dank dem Vorhandensein einer Gefäßlücke (*Gl*) an ihrem unteren Ende, welche den Querdurchschnitt der späterhin zwischen Ulnare und Intermedium von der Volar- zur Dorsalfläche übertretenden Arteria perforans carpi darstellt, zwar annähernd vermuthen, aber noch keineswegs bestimmt feststellen; es besteht vielmehr hier noch ein kontinuirlicher Zusammenhang von axialem Blastem.

In der Handwurzel sind auf diesem Stadium noch keinerlei Differenzirungen vor sich gegangen. Den Raum zwischen Vorderarm und Handwurzel sieht man vielmehr auf Schnitten von einem ungeordneten Zellhaufen angefüllt, der sich ulnarwärts in einen Wulst verbreitert, aus dem sich mit der Zeit die beiden äußeren Finger mit ihren Carpalstücken entwickeln. In der Nähe der Basis der beiden Finger zeigt das Carpusgewebe an einer Stelle in so fern etwas Auffälliges, als hier die Zellen etwas lockerer gelagert sind, was dieser Stelle ein helleres Aussehen verleiht. Dies ist der erste Anfang der Entwicklung eines Carpale (*Bc*, Fig. 7). Distalwärts schließen sich an das Gewebe des Carpus, jedoch, wie ich gleich bemerken will, schon auf diesem Stadium von ihm getrennt, die beiden ersten Finger an; dieselben sind zu dieser Zeit etwa eben so weit entwickelt wie der Radius. Die Zellen zeigen jene abge-

plattete spindelförmige Gestalt, mit ihrer Längsachse sind sie quer zur Wachsthumsrichtung gestellt, zwischen diesen finden sich zahlreiche dunkle prochondrale Elemente, die, wie sich durch Doppelfärbung mittels Hämatoxylin-Eosin erkennen lässt, theils von Kernmasse, theils von dunklem komprimirtem Protoplasma gebildet fand. Die Umgrenzung der Finger wird durch Zellen hergestellt, deren Kerne durchweg noch runde Gestalt aufweisen; dieselben sind dicht neben einander gestellt und lassen sich in ihrer Gesammtheit als zusammengehörige Kernreihe an den beiden Enden wie auch an den Fingerseiten deutlich verfolgen.

Larven von 8,5—9,5 mm (Fig. 8).

Die vorliegende Entwicklungsstufe der Gliedmaße gehört zu Larven (Triton taeniatus) von 8,5—9,5 mm Kopfschwanzlänge. Makroskopisch betrachtet fällt an den Extremitäten dieser Stufe im Vergleich zu der vorigen besonders eine Längenzunahme auf; auch tritt der ulnare Randwulst bestimmter hervor; der Oberarm hält mit dem Unterarm und der Hand auch noch dieselbe Richtung ein. Die Lage der Gliedmaßen ist noch unverändert: sie sind in sagittaler Richtung mit der späteren Beugefläche an die seitliche Rumpfwand angelehnt, während die Streckfläche nach außen schaut; der ulnare Rand ist nach oben, der radiale nach unten gerichtet.

Serienschnitte bieten Folgendes: Die Aufhellung des Humerus ist bedeutend vorgeschritten; das obere Ende hat die Entwicklungshöhe des Mittelstückes erreicht; in beiden finden sich schön ausgebildete Alveolen mit großen, blass gefärbten, runden Kernen; im unteren Dritttheil des Humerus macht sich auch ein Bestreben der embryonalen Knorpelzellen geltend, sich auszudehnen und ihre gegenseitigen Abstände zu vergrößern. Die Kerne sind in diesem Bereich noch dunkler gefärbt, von eirunder Gestalt und an einem ihrer Pole oder an beiden ist dichtere protoplasmatische Substanz angesammelt, die in einen spitzen Fortsatz ausläuft. So zeigt sich auch in diesem wie im vorigen Stadium, dass der Knorpelbildungsprocess in der Mitte des Oberarms einsetzte und sich von da gegen die beiden Epiphysen ausbreitete, schneller gegen die proximale als gegen die distale. Am äußersten distalen Ende besteht noch eine Zone von zwei oder drei Zellreihen, deren Kerne noch dichtgedrängt stehen, und klein, rund oder eirund sind; zwischen diesen findet sich nur spärliches Protoplasma eingestreut. Diese Zone erscheint bei schwacher Vergrößerung als schmaler, dunkler Grenzstreifen zwischen

den hier an einander stoßenden helleren Nachbaranlagen und liefert damit den Beweis, dass diese nicht unmittelbar in einander fließen. Ein weiteres Merkmal bietet uns dafür sicheren Anhalt, auf das auch STRASSER aufmerksam machte; den Oberarm wie auch die beiden Vorderarmsäulen durchsetzt nunmehr ein rosa-violetter Schimmer, von dem sich in jener dunklen Zwischenzone nichts bemerken lässt. Wie starke Vergrößerung ergiebt, knüpft sich diese Färbung an die spitzen Ausläufer der zusammengepressten Elemente, wie auch an die Alveolenwände; je nach der Dichte des Substrats ist der Farbenton dunkler oder heller. Da diese röthliche Färbung stets auch der Knorpelgrundsubstanz des fertigen Knorpels eigen ist, so ist es berechtigt, dieselbe als Erkennungsmittel der ersten Knorpelbildung zu benutzen, wie dies von Seiten STRASSER's (33) geschehen, und damit einen genetischen Zusammenhang zwischen genannten Gewebstheilen herzustellen. Die seitliche Umgrenzung des Oberarms ist sehr scharf, da die perichondralen Zellen mit ihren Kernen stark in die Länge gezogen sind und sich der Säule dicht anschmiegen. Bezüglich der Form lässt sich dem früher Gesagten nicht viel Neues hinzufügen: Die Säule ist länger und schlanker geworden, der obere Gelenkkopf hat seine Rundung vervollkommnet und an der distalen Epiphyse scheint es nun auch zur Ausbildung der Condylen kommen zu wollen, was sich in der Verschiedenheit ihres Durchmessers in den einzelnen Schnitten äußert. Außerdem zeigt auch der radiale Rand des Humerus in der Nähe der unteren Epiphyse eine geringe Einziehung. In Zusammenhang mit dieser dürfte es wohl zu bringen sein, dass auf den der Dorsalfläche näher gelegenen Schnitten zwischen den benachbarten Enden von Humerus und Radius Lücken sich bemerkbar machen, die oft nur durch eine schmale Brücke, hergestellt durch eine stark abgeplattete Zelle, getrennt sind. An einem besonders dünn gerathenen Schnitt konnte ich sogar die beiden Enden durch einen zusammenhängenden Spalt in ihrer ganzen Breitenausdehnung geschieden sehen. In dieser Spalte liegen einzelne mehr oder weniger platte, spindelförmige Zellen, die nicht etwa von einer der Epiphysen losgerissen sind, sondern einer den Gelenkspalt durchsetzenden Bindegewebsmembran anzugehören scheinen. Von derartigen Spaltlücken ist im ulnaren Antheil des Ellbogengelenks selbst unter Anwendung schärfster Systeme nichts nachzuweisen; die Enden legen sich vielmehr hier noch dicht an einander, ohne aber zu verschmelzen.

Das den Humerus umgebende Muskelgewebe ist schon weiter entwickelt; man kann nunmehr, namentlich in seinem oberen Bereich, Muskelfibrillen als an ihren Enden sich verjüngende Fäden erkennen, an denen ich Querstreifung noch nicht bemerken konnte, und die noch nicht zu Bündeln vereinigt sind. Neben den Fasern finden sich noch zahlreiche spindelförmige Zellen.

Radius und Ulna treten in ihren Umrissen bestimmter hervor, sie sind ziemlich länger geworden, beide an Länge etwa gleich. Sie stellen gebogene Säulen dar, die einander ihre konkaven Ränder zukehren und dadurch eine große Lücke zwischen sich lassen; die lateralen Ränder sind entsprechend konvex. Die damit verbundene Längenverschiedenheit der Ränder ist auf Unterschiede im Wachsthum zurückzuführen. Dasselbe geht am konvexen Rand schneller vor sich als am konkaven. Es drückt sich dies auch darin aus, dass die Grenzzellen in Folge eines hier kräftiger wirkenden Zuges längsgestreckt sind, während sie an den Innenrändern wie auch an den Epiphysen eine runde oder ovale Form beibehalten haben. Wie ich schon oben anführte, lässt sich die Grenze gegen den Oberarm schon bei schwacher Vergrößerung sicher bestimmen, nicht eben so leicht gegen die Handwurzel. Bei Betrachtung einzelner Schnitte dieser Serie mit schwachen Systemen bieten sich Bilder, für die man die Schilderungen und Figuren GOETTE's theilweise als zutreffend erachten möchte; man kann zu der Annahme kommen, als ob Radius und Ulna sich ununterbrochen durch den Carpus hindurch fortsetzten. Dabei scheint auf den einen Schnitten der radiale Ast in den ersten Finger überzugehen, auf anderen endigt er vor dessen Basis. Die ulnare Säule dagegen giebt den Eindruck, als ob sie sich oberhalb der Gefäßlücke in zwei Gabeläste theile, von denen der radialwärts gelegene in S-förmiger Biegung gegen den radialen Carpalast abbiegt und eine Strecke weit an diesen angeschmiegt verläuft; vor der Basis der beiden Finger erfährt er eine knotenförmige Anschwellung, um dann ununterbrochen in den zweiten Finger zu endigen. Der ulnar von der Gefäßlücke verlaufende dagegen setzt sich, wie es scheint, nach mehrfachen geringeren Biegungen in die Anlage des dritten Fingers fort. Zuhilfenahme der starken Vergrößerung giebt uns den sicheren Aufschluss, dass ein Zusammenhang in angedeuteter Weise nicht besteht. Die Säulenstrecke, so weit wir sie als Radius bezw. Ulna bezeichnen müssen, tritt gegenüber der Handwurzel durch das hellere Aussehen hervor; in ihnen finden sich jene oft beschriebenen, in der Quere abgeplat-

teten Elemente eng auf einander geschichtet, die man in der Handwurzel vergebens sucht; eben so vermisst man jene charakteristische rosa-violette Färbung im proximalen Abschnitt der Handwurzel, endlich vermag man die äußerste Grenzzellenreihe an den abgerundeten Vorderarmenden so genau zu verfolgen, dass wir über die distale Grenze des Vorderarms eben so wenig im Zweifel sein können wie über die proximale.

Zu dieser Auffassung wird man sicher geführt, wenn man ganze Schnittserien durchmustert und dabei besonders auch sich an die Schnitte hält, welche der Medianebene näher liegen; weniger überzeugend sind die der Dorsal- oder Ventralfläche benachbarten.

In der Handwurzel haben sich nunmehr, wie wir bei Anwendung scharfer Systeme erkennen können, auch bedeutende Veränderungen im Sinne einer fortschreitenden Sonderung der Anlagen vollzogen: Das auf der vorigen Stufe durch Auflockerung und gleichzeitige Aufhellung seiner Elemente in der Nähe der Basis der beiden ersten Finger in seiner ersten Anlage sichtbar gewordene Centrum (*B.c*, Fig. 8 und 9) hat sich bedeutend vergrößert. Die Zellen, die anfänglich ordnungslos neben einander lagen, gruppiren sich gleichsam einer vom Mittelpunkt des sich anlegenden Centrums aus wirkenden Anziehungskraft folgend, zwiebelschalenartig in koncentrischen Ringen um einander. Diese Umordnung schreitet vom Mittelpunkt gegen die Peripherie allmählich und gleichmäßig weiter. Die äußerste Bogenlinie des Basale commune oder Carpale *III* berührt fast unmittelbar die proximalen Endstücke der beiden Fingerbasen. Hervorheben muss ich, dass dieses Centrum sich schon von Anfang an einheitlich und gesondert von den Fingern anlegt, wie eine große Anzahl von mir hierauf untersuchter Schnitte übereinstimmend ergab. Durch Vertretung dieser Ansicht gerathe ich in Widerspruch sowohl mit STRASSER's (33) wie GOETTE's (21) Angaben. Obwohl ich letzterem Forscher, der das Basale commune als Verschmelzungsprodukt der Endstücke zweier Carpaläste auffasst und diese Zusammensetzung noch zu einer Zeit beobachten will, wo bei Triton taeniatus schon drei Finger ausgebildet sind (vgl. GOETTE's Fig. 9), hierin ganz entschieden entgegentreten muss, so nähern sich seine weiteren Ausführungen über die Sonderung dieses Stückes viel eher meinen Beobachtungen als diejenigen STRASSER's (33). GOETTE (21) sagt nämlich Folgendes: »Dieses Vorderende zeigt sehr frühe die schon beschriebene Umbildung in embryonales Knorpelgewebe, welches bisher ohne merkliche Unterbrechung mit dem gleichen Gewebe

der Finger zusammenfließt, um sich erst später wieder von demselben zu sondern; gewöhnlich bleibt es aber von Anfang an von demselben durch eine dunklere, weiche Zwischenschicht, d. h. die noch unveränderte indifferente Zellmasse der ursprünglichen Anlage geschieden. Diese bald dickere bald schmälere Zwischenschicht bezeichnet das Gelenk der beiden ersten Mittelhandstücke mit dem sogenannten Carpale *III aut.* oder dem Carpale *rm III* nach der von mir vorgeschlagenen Bezeichnung. Abgesehen von dieser histiologischen Sonderung der Mittelhand und Handwurzel ist die Grenze zwischen beiden auch durch eine Einschnürung der Bildungsmasse an jener Gelenkstelle angedeutet, welche auch dort nicht zu verkennen ist, wo die Knorpelbildung ohne Unterbrechung von der Handwurzel in die Mittelhand übergeht. Endlich ist die Anlage des Carpale *rm III* gewöhnlich etwas schmäler als der quere Durchmesser beider Skelettäste, was auf eine wirkliche Zusammenziehung der Bildungsmasse während der Verschmelzung schließen lässt. Ähnlich wie gegen die Mittelhand ist jenes Stück auch in proximaler Richtung gegen die übrige Handwurzel durch eine leichte Einschnürung und meist auch durch die deutlich abgesetzte Knorpelbildung geschieden, so dass Carpale *rm III* frühzeitig als ein besonderes, rundes Knorpelstück hervortritt.« Ich glaubte diese Stelle, die sich auf die Bildung des Carpale *III* bezieht, desshalb ausführlich wiedergeben zu müssen, weil daraus hervorgeht, dass die Annahme einer Gewebskontinuität eine hypothetische ist, und nicht den Thatsachen entspricht. Denn obwohl GOETTE (21) die Diskontinuität der Anlage als den »gewöhnlichen« Befund bezeichnet, glaubt er dennoch dem bisweilen vorkommenden gegentheiligen Fall größeres Recht für eine allgemeine Schlussfolgerung einräumen zu müssen. Wäre es den Thatsachen nicht viel entsprechender, die selteneren Fälle als Ausnahmen zu behandeln, die wahrscheinlich der Ungunst des Objektes zuzuschreiben sind? Ich möchte besonders darauf hinweisen, dass sich obige Beschreibung GOETTE's auf Untersuchungen an Triton cristatus beziehen. Präparate dieser Art mögen allerdings mehr geeignet sein, manchmal Zweifel über Zusammenhang bezw. Trennung von Skelettanlagen zu veranlassen, jedoch konnte ich immer noch Merkmale finden, die mir hierüber sichere Auskunft verschaffen. Viel zuverlässiger sind die von Triton taeniatus angefertigten Schnittserien. Diese lassen erkennen, dass an den vermeintlichen Übergängen des Basale commune in die Finger die Kerne verschiedene aber ganz bestimmte Verlaufsrichtungen einhalten. — Es ist hier noch

nachträglich anzuführen, dass während der Anordnung der Zellen um einen Mittelpunkt deren Kerne eine geringe Gestaltsveränderung annehmen, in so fern sie eine leichte konkave Einbiegung an der dem Mittelpunkt der Anlage zugekehrten Breitseite, eine entsprechende Konvexität an der gegen die Peripherie gelegenen aufweisen. Achtet man auf diese Merkmale genau, so lässt sich an Nachbaranlagen, die mit ihren peripheren Grenzen hart an einander stoßen, die Zugehörigkeit der einzelnen Kerne nicht allzu schwer bestimmen. Selbstverständlich sind zu diesem Zwecke neben starken Systemen auch dünne Schnitte erforderlich. Erleichtert wird die Grenzbestimmung, wenn eine die Anlagen trennende Zwischenschicht, wenn auch nur von geringer Ausdehnung, vorhanden ist, da die Zellkerne in ihrem Bereich eine indifferente, mehr gerade Verlaufsrichtung erkennen lassen. Diese verschiedene Kernrichtung beim Übergang des Carpus in die beiden Finger haben Goette und Strasser offenbar übersehen, obwohl sie gerade hier sehr in die Augen fällt. Die äußerste Grenzzellenreihe des Basale commune verläuft in einer Bogenlinie, deren Konvexität gegen die Fingerbasis gerichtet ist. Andererseits lässt sich gut verfolgen, wie die seitliche Grenzzellenreihe der Finger mit ihren durchweg kleinen, runden Kernen am proximalen Ende in eine gegen den Carpus sich vorwölbende Bogenlinie übergeht; der Krümmungsradius der letzteren ist viel geringer als der für den äußeren Begrenzungskreis des Basale commune. Dadurch, dass hier zwei Bogenlinien nahe an einander rücken, ohne dass es jedoch zu einer vollständigen Berührung kommt, bleibt zwischen beiden ein bikonvexer Spalt übrig, der sich zu beiden Seiten buchtartig erweitert. An diesen seitlichen Buchten (*a* und *b* in Fig. 8) hat sich ein dicht gedrängter Haufen von Zellen mit kleinen runden Kernen angesammelt, von denen man einzelne gegen den Spalt vordringen sehen kann, ohne dass sie ihn in seiner ganzen Breite durchsetzten; es finden sich vielmehr an der Stelle des geringsten Querdurchmessers des Meniscus Zellen, die durch ihre äußerst schmale plattgedrückte Gestalt auffallen und als solche eine Scheidung des Basale commune von den Fingern bewirken.

Eben so wie distalwärts gegen die Finger lässt sich die Grenze des Basale commune auch gegen den übrigen Carpus bestimmen. An dünnen Schnitten findet man nämlich bei Benutzung starker Vergrößerung, dass die Zellmasse, welche den Carpus in seiner Gesammtheit zusammensetzt, nicht mehr wie im vorhergehenden Stadium einen ungeordneten Haufen bildet, noch dass sie sich in Zellsäulen

angeordnet hat, wie dies GOETTE und STRASSER behaupten, sondern es ist vielmehr zu einer Sonderung in einzelne Bezirke oder Centren gekommen; der Bildungsvorgang ist dabei derselbe, wie ich ihn oben für das Basale commune beschrieben habe. Wie aus Fig. 8 hervorgeht, lassen sich auf dieser Entwicklungsstufe außer dem Basale commune fünf weitere Centren bestimmt erkennen. Proximalwärts von der Anlage des Basale commune hat sich ein Centrum gebildet, das dem Centrale (*c*) entspricht; es besitzt nicht ganz denselben Umfang wie ersteres, namentlich nicht denselben Querdurchmesser, woher es auch kommt, dass bei schwacher Vergrößerung der mittlere Handwurzelstrahl an seinem unteren Ende eine knotige Verdickung zu haben scheint. Proximal von dem Centrale schließt sich die Anlage des Intermedium (*i*) an, welche den Querschnitt der A. interossea (*A.i*) radialwärts und auch theilweise distalwärts umgreift. Das Intermedium drängt sich zwischen die unteren Enden der beiden Vorderarmsäulen in die Vorderarmlücke ein; seine Entwicklungsstufe steht noch etwas hinter derjenigen der beiden vorgenannten Centren, jedoch hat in seinem unteren Theil die Aufhellung als Zeichen einer beginnenden Knorpelbildung eingesetzt. Die Abgrenzung dieses Stückes gegen Ulna und Radius ist deutlich wahrzunehmen. Außer diesen drei Centren sind noch in der Verlängerung des Radius zwei weitere in Bildung begriffen. Dieselben stehen in ihrer geweblichen Zusammensetzung fast noch ganz auf der Stufe des axialen Blastems, sind aber gleichwohl als solche durch die Centrirung der Kerne deutlich gekennzeichnet. Das mehr proximal gelegene entspricht offenbar dem Radiale (*r*); es ist wie das distalwärts von ihm gelegene von runder Form, übertrifft jedoch dieses an Größe und ist von ihm durch eine noch nicht differenzirte Gewebsmasse geschieden. Das distal gelegene Stück entspricht dem Carpale *II* (GEGENBAUR) (c_2), dasselbe liegt entfernt von dem Metacarpale *II*, es legt sich sogar ein radialer Antheil des Basale commune zwischen beide ein; STRASSER (33) hat daher Recht, wenn er die späteren Beziehungen genannter Elemente als sekundäre bezeichnet. Die übrige ulnarwärts gelegene Handwurzelanlage hat den Entwicklungsgrad des radialen Antheils noch nicht erreicht. Vom späteren Ulnare und Carpale *V* vermag ich noch nichts zu erkennen; dagegen macht sich ulnarwärts vom Basale commune eine kreisförmige dichtere Zellansammlung bemerkbar, in der wir das Bildungscentrum des Carpale *IV* (c_4) zu sehen haben. Die ulnare wulstförmige Zellwucherung, aus der später die beiden äußeren

Finger auswachsen, zeigt im Ganzen das Bestreben, eine mehr längliche Form zu gewinnen.

Aus obiger Schilderung ist zu entnehmen, dass zusammenhängende Zellsäulen im Carpus nicht vorhanden sind. Gleichzeitigkeit der Entwicklung der Stücke einer Längsreihe, Gleichartigkeit oder wenigstens geringe Verschiedenheit in der Form, Mangel einer ausgeprägten, die einzelnen Knorpelstücke trennenden Gewebsschicht, das sind die Faktoren, welche bei der Feststellung einer thatsächlich bestehenden Trennung Berücksichtigung erheischen, und welche auf der anderen Seite geeignet sind, zu den mehrfach erwähnten Täuschungen Veranlassung zu geben. Die Entwicklung der beiden ersten Finger hält ungefähr gleichen Schritt mit derjenigen des Radius, jedoch sind die Zellen in den Fingersäulen noch mehr abgeplattet als in diesem. Beide Finger sind in der Entwicklung gleich weit gediehen, an Länge steht der erste dem zweiten nach. Näheres über den Entwicklungsvorgang werde ich weiter unten erwähnen.

Larven von 9—12 mm Länge (Fig. 10).

In den folgenden Perioden der Entwicklung behält der Humerus nicht mehr jene gleichsam indifferente Lage gegenüber dem Unterarm bei, sondern setzt sich in einem etwa 130—140° betragenden Winkel gegen denselben ab. Diesen Grad der Abbiegung hat die Extremität schon bei 11 mm langen Larven von Triton taeniatus erreicht. Gleichzeitig damit vollzieht sich auch die Entwicklung des Ellbogengelenks. So hat die schon im vorigen Stadium bemerkbar gewordene Einschnürung des radialen Randes am unteren Ende des Oberarms nach und nach einen deutlichen Gelenkkopf von einem schlanken Hals sich abschnüren lassen. Der Oberarm ist dadurch zu einer leicht S-förmig gebogenen Säule geworden, die in der Hauptsache schon ihre endgültige Gestalt zeigt. Auch die beiden auf den Oberarm folgenden Knorpelsäulen, Radius und Ulna, zeigen schon ganz die Verhältnisse des Erwachsenen. Dieselben sind vom Humerus durch eine verhältnismäßig breite Spalte getrennt.

An dieser Stelle soll auf die Entwicklung des Ellbogengelenkes etwas näher eingegangen werden, wobei ich hauptsächlich die von Henke und Reyher über die Gelenkbildung aufgestellten Beobachtungen und Folgerungen im Auge habe. Diese beiden Forscher haben in ihren »Studien über die Entwicklung der Gliedmaßen des Menschen, insbesondere der Gelenkflächen« den Nachweis zu erbringen sich bemüht, dass die Bildung der Gelenke und namentlich der

Gelenkflächen nicht ohne Weiteres auf Vererbung zurückgeführt werden könne, dass vielmehr ein schon während der Entwicklung sich bethätigender und allmählich auf die Ausbildung der fertigen Formen hinarbeitender Mechanismus in Gang komme. Sie räumten der gleichzeitig mit den Skelettheilen sich entwickelnden Muskulatur einen bestimmenden und modellirenden Einfluss auf die Form der Gelenkflächen ein und leiteten im Besonderen das »hypothetische Gesetz« ab, »dass aus einem Stadium der Amphiarthrose — d. h. einem Indifferenzstadium, das sich besonders durch die geringe Verschiedenheit der Gelenkflächen kennzeichnet — die Pfanne auf der Seite gebildet wird, auf welcher die Insertionen der überspringenden Muskeln wenig weit vom Gelenk entfernt sind«. Eine derartige Beiziehung mechanischer Einflüsse mag ja hypothetisch sehr naheliegend sein und es wäre zu erwarten, dass ähnliche physiologische Verhältnisse wie für die Extremitäten des Menschen auch für diejenigen der Tritonen in Betracht kommen. Wie verhält es sich nun aber damit thatsächlich? Die früher besprochenen ersten Anfänge der Bildung von Gelenkkopf und Pfanne kamen, wie wir mit Bestimmtheit feststellen können, ohne jegliche Einwirkung der Muskulatur zu Stande, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil derselben noch sämmtliche Merkmale fehlten, welche das Muskelgewebe als solches kennzeichnen, und die es befähigten, durch seine Kontraktion Skelettabschnitte in bestimmter Weise gegen einander zu bewegen. Ja selbst, wenn auch schon ein funktionsfähiges aktives Bewegungsorgan vorhanden wäre, so schließt doch schon die gegenseitige innige Anlagerung der an der Bildung des Gelenkes betheiligten Skeletttheile jede ausgiebigere Lageveränderung aus. Noch viel auffallender als für den unteren Gelenkkopf des Humerus ist der Ausschluss der Muskelwirkung bei der Bildung des oberen Gelenkkopfes, da dieser schon zu einer Zeit, wo die ihn umgebende Muskulatur noch in dem frühesten Stadium der Entwicklung steht, in einer dem ausgebildeten Zustand schon sehr ähnlichen Gestaltung sich zeigt. Auch für spätere Entwicklungsstadien des Humero-Antebrachialgelenks ist die Einwirkung der Muskeln nicht einwandsfrei festzustellen. Zwar macht dasselbe in seiner Entwicklung rasch Fortschritte, und es beginnen sich die Abkömmlinge der vordem spindelförmigen Muskelzellen, die Muskelfasern schon zu Bündeln zu vereinigen, jedoch kann ich weder von dem diese zusammenhaltenden Perimysium externum, wie auch von einer Querstreifung an den einzelnen Fasern zu einer Zeit etwas bemerken, wo die

Gelenktheile schon fertig in die Erscheinung treten. Gerade auf letzteren Punkt möchte ich ganz besonderes Gewicht legen, da ja, wie EIMER bestimmt nachwies, die Querstreifung an der Skelettmuskulatur als Ausdruck ihrer Thätigkeit aufzufassen ist.

Kann ich also der Muskulatur für die Ontogenese der Gelenke der Tritonextremitäten eine ausschließlich wirksame Antheilnahme an der Bildung der Gelenkformen nicht zuerkennen und muss ich vielmehr den auf Vererbung beruhenden Wachsthumsvorgängen für die erste typische Gestaltung der Gelenkflächen den alleinigen Einfluss zugestehen, so ist andererseits die Muskelwirkung für die phylogenetische Bildung der Gelenke durchaus nicht zu unterschätzen. Die Versuche FICK's (18a) haben in letzter Hinsicht einwandsfreie Beweise erbracht. Wir werden daher unsern Standpunkt dieser Frage gegenüber am besten kennzeichnen, wenn wir die während der Ontogenese der Gelenke sich abspielenden Vorgänge als auf langem Wege der Phylogenese erworbene ansehen, und zwar in der Weise, dass die im Lauf der Stammesentwicklung durch Thätigkeit entstandenen Umbildungen in der Ontogenese sich wiederholen, auch nachdem die sie erzeugende Ursache aufgehört hat zu wirken.

Die Verknorpelung in der Handwurzel, welche an Larven von 9,5 mm Länge im Basale commune eingesetzt hatte, hat sich allmählich über den ganzen radialen Handwurzelabschnitt ausgedehnt. Die Grenzen der einzelnen Handwurzelstücke sind nunmehr schwieriger zu erkennen, da die letzteren in Folge der Ausbildung der Alveolen mit ihren Peripherien eng an einander stoßen. Die Beobachtung der Kernrichtung bietet hier zur richtigen Beurtheilung den hauptsächlichsten Anhaltspunkt. Ein Zusammenfließen des Gewebes der einzelnen Carpusstücke, und zwar sowohl der in querer als der in der Längsrichtung an einander stoßenden kann ich in Rücksicht auf die ursprünglich gesonderte Bildung auch für diese Stufe nicht zugeben.

Ich möchte einer gegentheiligen Anschauung besonders auch folgenden Satz GOETTE's entgegenstellen: »Überhaupt ist wohl zu beachten, dass der Eindruck eines Zusammenfließens der knorpeligen Handwurzeltheile um so eher erzeugt wird, als an ihrer Oberfläche der Faserzug fehlt, den die langen alsbald mit Knochenröhren sich umgebenden Knorpel des Armes und der Finger besitzen und der ihnen schon frühe eine schärfere Abgrenzung verleiht.« In gleichem Sinne spricht sich STRASSER p. 285 aus: »Bedenkt man freilich, dass selbst vollständig getrennte Knorpelflächen sich so vollständig an einander legen können, dass genaue mikroskopische Untersuchung a priori kaum zum Entscheid über die Art des Zusammenhanges verhilft, so begreift man, dass Beobachter, die mit gröberen Methoden arbeiten, hier leicht der Täuschung verfallen können.«

Im Verlauf der weiteren Ausbildung der Stücke treten übrigens bald an ihrer Peripherie dunkle, stark plattgedrückte Zellen auf, welche dann schon bei schwacher Vergrößerung die Grenzbestimmung der einzelnen Stücke ermöglichen. Das Carpalstück des dritten Fingers hat sich sehr rasch entwickelt und geht in der Verknorpelung dem zugehörigen Finger voran. Noch mehr tritt dieser zeitliche Unterschied in der Ausbildung zwischen dem Basalstück des vierten Fingers und diesem selbst hervor.

Bisher habe ich die Entwicklung der Finger als von zusammenhängenden Säulen geschildert, ohne dabei ihrer Gliederung in Unterabschnitte zu gedenken. Über eine solche vermag man an den beiden ersten Fingern nicht ohne Weiteres klar zu werden, sie tritt vielmehr erst an dem sich entwickelnden dritten und vierten Finger hervor, da bei diesen der Vorgang ein langsamerer ist. An geeigneten Präparaten ist mit Bestimmtheit zu entscheiden, dass eine Gliederung schon bei dem frühesten Auswachsen dieser Finger sich einstellt. Metacarpus und Phalangen sondern sich aus dem undifferenzirten Blastem des ulnaren Randwulstes in runder Form ähnlich wie die Carpusstücke, um erst nachträglich mit der Streckung der Fingersäule die langgezogene Gestalt zu erhalten. Die Centrirung der einzelnen Theile erfolgt in proximo-distaler Reihenfolge, dessgleichen die Verknorpelung. Bei etwas vorgeschrittener Entwicklung der Finger bis zu dem Grad, wie ihn die beiden ersten Finger im vorhergehenden Stadium zeigten, verwischen sich die Gliederungsstellen, da die Einzelabschnitte in der Entwicklung auf gleicher Stufe stehen. Der einzige Anhalt ist darin geboten, dass die Enden der Fingerabschnitte mit abgerundeten Flächen gegen einander stoßen, so dass seitlich an den Gelenkstellen Einbuchtungen entstehen, ähnlich wie ich sie für die Zusammentrittstelle der proximalen Epiphyse mit dem Basale commune beschrieben. Besonders deutlich gekennzeichnet sind die Gliederungsstellen an den Fingerdurchschnitten, welche Sehnenanlagen der Flexoren enthalten, da man hier deutlich verfolgen kann, wie ursprünglich drei Zellreihen neben einander verlaufen, und wie die eine nach der anderen am Metacarpo-Phalangealgelenk, ersten Interphalangealgelenk etc. ihr Ende finden (vgl. Fig. 8 e_1 und e_2). Mit dem Fortschreiten der Verknorpelung verbreitern sich die Gelenkanlagen — was namentlich bei Triton cristatus hervortritt —; an diesen Stellen fallen auch dunkle, dichte Zwischenscheiben auf, hergestellt durch quer liegende, lang ausgezogene, spindelförmige Zellen; an gut gerathenen Schnitten lässt

sich erkennen, dass die Scheibe aus drei Zellreihen sich zusammensetzt, von denen je eine zur Abgrenzung der betreffenden Gelenkenden dient, während eine zwischenliegende als Querdurchschnitt einer dieselben trennenden Gewebsschicht aufzufassen ist (Fig. 10 *a* und *b*). Späterhin wölben sich die distalen Enden der Metacarpen bezw. Phalangen leicht vor, während die proximalen eine seichte Pfanne bilden. Schon auf früherer Stufe zeigte sich auch die Anlage des Kapselbandes, auf Schnitten als eine zu beiden Seiten der Gelenke vom einen zum anderen Gelenkende verlaufende Kernreihe kenntlich.

Aus den bisherigen Ausführungen ist zu entnehmen, dass die einzelnen Theile des Extremitätenskeletts sich sämmtlich aus einem urspünglich gemeinsamen Grundgewebe schon sehr frühe als Sonderanlagen entwickeln. Mit diesem Ergebnis ist also die übereinstimmende Entwicklung der säulenförmigen und der runden Skelettstücke je unter sich wie auch dieser beiden Gruppen unter einander dargethan und sind auch gewisse Widersprüche beseitigt, welche sowohl die Anschauung von Strasser (33) wie diejenige von Goette (21) nach dieser Richtung enthielt.

Die Beschreibung des Entwicklungsganges der Tritonextremitäten bezog sich durchweg auf Larven von Triton taeniatus; die Untersuchung erstreckte sich jedoch auch auf solche von Triton cristatus. Ich konnte bei Durchmusterung der vielfachen Schnittserien durch Extremitäten von Larven letzterer Art auf nichts stoßen, was den an jenen gewonnenen Ergebnissen widersprach. Dass ich der Beschreibung Larven von Triton taeniatus zu Grunde legte, ist einzig und allein auf die langsamere gewebliche Entwicklung ihres Extremitätenskeletts zurückzuführen, welche uns in deren einzelne Phasen viel besseren Einblick gewährt und damit ein viel zuverlässigeres Urtheil ermöglicht.

Über Hand- und Fufswurzel der Anuren.

Schon zu Anfang meiner Arbeit habe ich darauf hingewiesen, dass Gegenbaur (19) bei der Aufstellung eines typischen Grundplans für den Carpus und Tarsus sich von dem Gedanken leiten ließ, die Hand- und Fußwurzelbildungen der über den Urodelen stehenden Abtheilungen der Wirbelthiere von dem bei jenen gewonnenen Gesichtspunkt aus vergleichend zu untersuchen, um etwaige Abweichungen richtig zu beurtheilen. Eine Prüfung dieser Extremitätenabschnitte bei den Anuren lässt nun die eigenthümliche Erscheinung

erkennen, dass diese, die schon so weitgehende Formabweichungen von denen ihrer nächsten Verwandten bieten, es erschweren, hierin den für den Carpus und Tarsus der Salamanderlarve aufgestellten Typus wiederzufinden. Es ist wohl naheliegend, diese Veränderungen mit der eigenartigen Gebrauchsweise der Gliedmaßen der Anuren in Zusammenhang zu bringen. Während beide Gliedmaßenpaare der geschwänzten Amphibien noch in gleichmäßiger und ursprünglicher Weise zu einfacher Schreitbewegung dienen, ist bei den schwanzlosen diese Gleichmäßigkeit in der Benutzungsweise aufgehoben und hat mit dem Übergang in die ausgiebigere Sprungbewegung in so fern einer ausgeprägten Arbeitstheilung Platz gemacht, als die Hintergliedmaßen, welche im Ruhezustand unter dem Körper eng zusammengefaltet liegen, die Aufgabe übernommen haben, bei ihrer Streckung den Körper rasch und kraftvoll von der Unterlage abzustoßen, eine Strecke weit zu schleudern und damit eine Bewegungsform herzustellen, die wir als »Springen« bezeichnen. Die Ausübung dieser Springthätigkeit hat an dem Skelett der Hintergliedmaßen Veränderungen hervorgebracht, die sich vor Allem in einer bedeutenden Verlängerung der beiden Röhrenknochen, des Ober- und Unterschenkels aussprechen, sowie darin, dass dem Extremitätenstiel noch zwei weitere säulenförmige Knochen (Calcaneus und Astragalus) einverleibt sind, welche ursprünglich dem Mittelfuß angehörten. Diese Verlängerung der Hintergliedmaßen ist verhältnismäßig am bedeutendsten bei Laubfröschen (Hylidae), welchen sich die Frösche (Ranidae) anschließen, während andererseits die Hintergliedmaßen der Kröten (Bufonidae) denen der vorgenannten an Länge ziemlich nachstehen. Dem entsprechend stuft sich auch das Springvermögen ab. Nach Kenntnis solch enger Beziehungen zwischen Skelettbildung und Gebrauch dürften wir auch keinen Fehlschluss begehen, wenn wir letzteren in ursächlichen Zusammenhang mit gewissen Umbildungen am Knochengerüst bringen und für diesen besonderen Fall der Ausübung der Springthätigkeit die bedeutende Verlängerung der Hintergliedmaße auf Kosten der Wirbelsäule zuschreiben. Als Beweis hierfür dürfte auch die Thatsache gelten, dass Thiere, die systematisch weit von einander abstehen, denen aber ähnliche Bewegungsformen eigen sind, auch analog gebaute Hintergliedmaßen aufweisen. Solche physiologische Beziehungen mit den Fröschen finden sich beispielsweise beim Känguruh (Halmaturus), der Springmaus (Dipus) und etwa noch dem Hasen (Lepus). Wenn nicht volle Übereinstimmung des Gliedmaßenbaues bei den

erwähnten Thieren besteht, so beruht dies naturgemäß auf Besonderheiten im Gebrauch oder auf Benutzung der Extremitäten zu bestimmten Nebenfunktionen. So musste z. B. der Fuß der Anuren, da diese nicht ausschließliche Landbewohner sind, sondern mehr oder weniger lange Zeit im Wasser verbringen, die Funktion des verloren gegangenen Schwanzes übernehmen und als Schwimmorgan dienen. Dem entsprechend ist derselbe stark verbreitert und abgeplattet und vermag gleichsam als Ruderschaufel am Ende eines langen Ruderstiels das Wasser kräftig zu schlagen und den Körper energisch vorwärts zu treiben.

Die Vordergliedmaßen spielen bei der Bewegung im Wasser wie auf dem Lande eine mehr oder weniger unthätige Rolle. Während des Schwimmens schmiegen sie sich der seitlichen Rumpfwand dicht an, bei der Bewegung auf dem Lande fangen sie nach dem Sprung den wieder zu Boden fallenden Körper auf und stützen den Vorderkörper während der Ruhe. Neben dieser Funktion als Stütz- und Haftorgan, zu welch letzterem Zweck die breitflächige Hand durch Spreitzen der Finger eine möglichst breite Unterlage zu gewinnen sucht, kommt der Hand bei vielen Anuren noch die Aufgabe eines Greiforgans zu, und zwar dies vermöge eines gegenüberstellbaren Daumens, der sich mit Kraft den übrigen Fingern entgegenstemmt und damit der Hand dieser Thiere, welche bekanntlich zur Zeit der Begattung die höchste Kraftleistung zu erzielen vermag, die Fähigkeit verleiht wie eine Zange zu wirken.

Die Kenntnis solch enger Beziehungen zwischen dem Skelett der Gliedmaßen und deren Gebrauch muss bei der Beurtheilung des ersteren sehr in die Wagschale fallen, da wir nur hierdurch mancherlei sonst unverständliche Formgestaltungen am Knochengerüst verstehen lernen.

A. Handwurzel.

Die Arbeiten, welche sich mit dem Bau der Handwurzel der schwanzlosen Amphibien beschäftigen, sind sehr zahlreich; mehrere Forscher, wie Cuvier (14), Owen (30), Dugès (15), Meckel (29), Ecker (16), Gegenbaur (19), Emery (17), Howes und Ridewood (22) u. A. haben hierüber schon Untersuchungen veröffentlicht, ohne dass bis jetzt eine einheitliche Auffassung bezüglich der Deutung der einzelnen Stücke erzielt worden wäre; im Gegentheil wäre man berechtigt zu sagen, dass fast mit jeder neuen Arbeit auch eine neue Ansicht aufgetaucht ist. Auf die Darlegung der verschiedenen

Meinungen will ich hier nicht eingehen, möchte sie vielmehr in eine am Schluss dieser Abhandlung folgende Besprechung verflechten.

Beschreibender Theil.

Anmerkung. Bei der Beschreibung der Handwurzel der verschiedenen Anurengruppen will ich mich nicht ganz genau an die systematische Ordnung halten; ich behandle die Aglossa statt in erster in letzter Reihe, weil sie in ihrem Carpusbau Besonderheiten bieten, welche erst nach Kenntnis der mehr typischen Formen richtig beurtheilt werden können. Zunächst benutze ich die von ECKER (16) geübte Bezeichnungsweise (für die zweite Handwurzelreihe in etwas abgeänderter Form). Die vorläufige Umgehung der GEGENBAUR'schen Benennungsweise geschieht desshalb, weil diese an und für sich schon eine gewisse Bedeutung für die einzelnen Stücke in sich schließt; am Schluss werde ich dann wieder auf diese zurückkommen. Die Beschreibung der Handwurzel der mit einem Stern versehenen Anurenformen ist der durch Benutzung reichhaltigen Materials sich auszeichnenden Abhandlung von HOWES und RIDEWOOD (22) entnommen.

Unterordnung Phaneroglossa.

I. Sektion. Raniformia.

1. Familie. Ranidae.

Gattung Rana (Fig. 11). Die Untersuchung erstreckte sich auf Rana temporaria, R. viridis, R. fascigula; von R. temporaria wurden Gliedmaßen von Larven in den verschiedensten Altersstufen in Schnittserien zerlegt.

Die Handwurzel sämmtlicher Angehöriger der Gattung Rana setzt sich übereinstimmend aus sechs Stücken zusammen. Den mit der Ulna artikulirenden, etwas volarwärts verschobenen Knochen bezeichnet ECKER (16) als Pyramidale (*p*), seinen den Radius stützenden Nachbar als Lunatum (*l*) und das einwärts sich an dieses anlehnende Knochenstück als Naviculare (*n*); das letztere erreicht beim Männchen mit seiner oberen randförmigen Fläche das untere Radiusende, während es beim Weibchen etwas von diesem entfernt bleibt. Durch seine Breiten- wie Höhenausdehnung fällt ein Knochen (*kh*, Fig. 11) auf, der sich zwischen die zwei erstgenannten Elemente und die proximalen Enden der drei äußeren Mittelhandknochen einschiebt und zur Artikulation mit diesen drei Gelenkhöcker besitzt; an seiner Streckfläche ist eine rinnenförmige Vertiefung sichtbar, herrührend von den beim Stützen der Hand sich eindrückenden oberen Gelenklippen der Metacarpuspfannen; am ulnaren Seitenrand sendet er einen starken Fortsatz gegen das distale Ende der Ulna empor. In die distale ausgehöhlte Fläche des Naviculare (*n*) senkt

sich ein rundliches Stück (*m*) ein und bildet mit jenem zusammen einen Gelenkkopf, zu welchem die carpalen Gelenkflächen des Metacarpale *I* und des sich seitlich an diesen anlehnenden napfartigen Knochens *RkI* die zugehörige Pfanne abgeben. Auf *RkI* folgt ein längliches Stück *RkII*, dasselbe ist beim Männchen knöchern, beim Weibchen knorpelig.

Gattung Pseudes. HOWES und RIDEWOOD (22) untersuchten die Handwurzel von Pseudes paradoxa*, welche sich von derjenigen der Gattung Rana dadurch unterscheidet, dass das Naviculare unter dem Lunatum liegt, also keine Beziehungen zum Radius unterhält; der erste Randknochen[1] ist in die Länge gezogen und fast eben so lang wie der zweite.

In der Handwurzel der Gattungen Ceratophrys (Fig. 12), Cystignathus (Fig. 13) und Leptodactylus* stößt das Naviculare an das untere Radiusende an und bildet mit dem Lunatum und Pyramidale die antebrachiale Knochenreihe, bei Limnodynastes* erreicht das Naviculare das Radiusende nicht ganz. In der distalen Handwurzelreihe liegen bei Ceratophrys cornuta und Limnodynastes tasmaniensis zwei Knochen, deren besondere Verhältnisse mit den für Rana erwähnten übereinstimmen. Bei Cystignathus (Fig. 13) stützt das Capitato-hamatum (*kh*) nur zwei Mittelhandknochen, da den beiden ersten je ein besonderes kleines rundliches Stück aufliegt. An der radialen Randseite weisen Ceratophrys (Fig. 12) und Leptodactylus drei, Cystignathus (Fig. 13) und Limnodynastes nur zwei Randknochen auf. Die Größe des proximalen derselben übertrifft mehr oder weniger diejenige des Multangulum maius (*m*). Der distale Randknochen ist bei Limnodynastes besonders groß und breit, auch erwähnen HOWES und RIDEWOOD (22) besonders noch von ihm: »This consists of a single element, which is in the male shovel-shaped and beset by a horny investment, much in the manner of the Calcar in Pelobates or Helioporus.«

2. Familie. Discoglossidae.

In dieser Familie finden wir so ziemlich alle Variationen vereinigt, welche bei den verschiedenen Anuren in der Handwurzel überhaupt vorkommen.

Bei *Megalophrys montana* (Fig. 14) strebt das Naviculare in die erste Reihe empor, ohne jedoch das untere Radiusende zu erreichen; sonst verhält sich der Carpus wie der von Rana.

[1] Diese Bezeichnung ist der Arbeit von A. CARLSSON entnommen.

*Chiroleptes**. Howes und Ridewood (22) geben von der Handwurzel dieser Gattung zwar keine besondere Beschreibung, jedoch ist zu entnehmen, dass, abgesehen von der besonderen Beschaffenheit des zweiten Randknochens im Handwurzelbau vollständige Übereinstimmung mit demjenigen von Limnodynastes besteht.

*Pelodytes**. Bei Pelodytes punctatus artikulirt das Naviculare mit dem unteren Radiusende; dem ersten und zweiten Metacarpale kommt je ein gesondertes Carpalstück zu. Die Randknochen sind stark ausgebildet und in der Dreizahl vorhanden.

*Discoglossus**. Den Vorderarm stützen bei Discoglossus pictus* nur zwei Knochen. Das Naviculare ist durch das Lunatum radio distalwärts verdrängt. In der zweiten Reihe findet sich für jedes Metacarpale ein besonderer Stützknochen, von denen das Hamatum am größten ist. Nach der Angabe von Howes und Ridewood zieht vom Capitatum zum Kopf des Metac. *IV* ein Band, das ihrer Auffassung gemäß den Überrest des eigentlichen vierten Carpalknochens darstellen soll. Die vorhandenen zwei Randknochen sind verhältnismäßig groß, der zweite übertrifft den ersten, dieser die drei ersten distalen Carpusknochen an Größe.

Xenophrys. Xenophrys monticola* stimmt mit der vorhergehenden Gattung darin überein, dass auch hier der distalen Reihe vier einzelne Knochen zukommen, außerdem soll sich hier auch wieder ein eben solcher Bandzug finden, der in der Nähe seines metacarpalen Ansatzes einen Knorpel in seinem Gewebe enthalten soll; dagegen ist das Naviculare hier Angehöriger der ersten Carpusreihe, die Randknochen verhalten sich ähnlich wie bei Rana.

3. Familie. Alytidae.

Gattung *Alytes*. Alytes obstetricans (Fig. 15) schließt sich in der Zusammensetzung seiner Handwurzel an Discoglossus an. Bei zwei vierbeinigen Alyteslarven fand Born (9) inmitten des Carpus ein freies, wohl abgegrenztes Knorpelchen von halbmondförmiger Gestalt, das bei zwei anderen Handwurzeln von Alytes mit c_5 (*h* in Fig. 15) verwachsen war und an demselben einen deutlichen zungenförmigen Fortsatz bildete. Born (9) hält diesen Knorpel für ein Centrale.

4. Familie. Bombinatoridae.

Gattung *Bombinator*. Der Bau der Handwurzel von Bombinator igneus (Fig. 16) ist derselbe wie von Discoglossus, die Zahl der Randknochen ist um einen vermehrt.

Gattung *Pelobates*. Für Pelobates fuscus (Fig. 17) ist die Annäherung des Naviculare an das Radiusende eine ausgesprochenere als für Bombinator; in der zweiten Reihe finden sich vier Stücke, deren Lage und Größenverhältnis aus Fig. 17 zu ersehen ist. Hinsichtlich der Randknochen gilt das von Rana Gesagte. Wie bei Larven von Alytes fand Born (9) auch bei solchen von Pelobates dasselbe unabhängige Centrale. Auch Emery fand an Larven von Pelobates fuscus ein kleines, wohl unterscheidbares und auf einem gewissen Stadium konstantes Knorpelstück, welches später mit dem Carpale *III* verschmilzt und mit dem von Born (9) erwähnten identisch sein soll. Unter den von mir untersuchten verschiedenalterigen Larven von Pelobates konnte ich in einem Fall ein ovales Knorpelstück als Sonderanlage erkennen, das sich zwischen das Hamatum und das Lunatum einschob und später jedenfalls mit dem Carpalstück des äußeren Fingers verwächst.

II. Sektion. Bufoniformia.

1. Familie. Phryniscidae.

Gattung *Phryniscus*. Bei Phryniscus albifrons (Fig. 18) liegt das Naviculare dem distalen Radiusende nahe, ohne es jedoch zu erreichen; im Übrigen liegen die Verhältnisse wie bei Rana. Howes und Ridewood fanden bei Phryniscus varians* eine Verschmelzung des Carpalstücks des Daumens mit dem Naviculare; bei Phryniscus cruciger* waren sogar die beiden ersten Carpalstücke, die zugehörigen Metacarpalia und das Naviculare verwachsen.

Bei Brachycephalus* ist nach Angabe derselben Forscher das Carpale des Daumens mit seinem Metacarpale verwachsen. Pseudophryne Bibronii bietet eine Abweichung dahin, dass den beiden ersten Metacarpalia je ein besonderes Carpusstück aufliegt.

2. Familie. Bufonidae.

Gattung *Bufo*. Die von mir untersuchten Arten dieser Gattung (Bufo vulgaris, viridis, agua [Fig. 19], pantherinus) weisen mit anderen von Howes und Ridewood geprüften übereinstimmende Merkmale in ihrer Handwurzel auf: bei allen finden sich in erster Reihe drei Knochen; das große Capitato-hamatum ist gemeinsames Basalstück für die drei äußeren Metacarpalia. Der Innenseite des ersten Fingers sind drei Randknochen angefügt, von denen der erste am größten und etwa eben so groß wie das Multangulum maius (*m*) ist.

III. Sektion. Hylaeformia.

1. Familie. Polypedatidae.

Gattung *Polypedates*. Von dieser Gattung habe ich Polypedates leucomystax (Fig. 20) untersucht, dessen Handwurzel sich eben so verhält wie diejenige von Rana; erwähnenswerth wäre nur die sichelförmige Gestalt des zweiten Randknochens. Limnodytes (Fig. 21) verhält sich wie Megalophrys. Mit Rana stimmen ferner nach HOWES und RIDEWOOD (22) überein: Ixalus leucorhinus, Megalixalus madagascariensis, Rappia marmorata, Rhacophorus und Cornufer.

2. Familie. Hylidae.

Gattung *Hyla*. So weit Untersuchungen vorliegen (H. arborea, cyanea, rubra, peronii, coerulea*, freycineti*, lichenata*, ewingii*) kennzeichnen durchgreifende gemeinsame Merkmale im Handwurzelbau die Angehörigen dieser Familie (Fig. 22). Das Naviculare liegt unterhalb und einwärts vom Lunatum. Gewöhnlich sind drei Randknochen vorhanden. Bei einem der beiden von mir untersuchten Exemplare von Hyla cyanea fand ich jedoch fünf wohl gesonderte Einzelstücke. Die beiden proximalen waren vollständig verknöchert, das dritte und vierte enthielten einen Verknöcherungspunkt, während das Endstück noch rein knorpelig war; an den beiden Händen eines weiteren Exemplars waren nur drei Randstücke vorhanden (Fig. 22), ohne dass deren Gesammtlänge derjenigen der fünf Stücke nachstand.

Unterordnung Aglossa.

Pipidae.

Gattung *Pipa*. Bei Pipa surinamensis (Fig. 23) sind die beiden Vorderarmknochen innig verwachsen, der fast einheitlich erscheinende Knochen ist stark abgeplattet, der ulnare und der radiale Rand sind sehr zugeschärft. Im Bau der Handwurzel weicht dieses Thier wesentlich von den übrigen Anuren ab. Dieselbe setzt sich einschließlich des radialen Randknochens aus sechs Stücken zusammen, deren gegenseitige Lagebeziehung aus Fig. 23 zu ersehen ist. Ich will es unterlassen, die einzelnen Stücke näher zu beschreiben, da ja dies von JUNGERSEN (25) in ausführlicher Weise geschehen. Dieser Forscher hat auch darauf hingewiesen, dass frühere Untersucher bei der Beschreibung der Handwurzel von Pipa entweder die ulnare und radiale Seite (SCHNEIDER, MECKEL, MAYER) oder die Streck- und

Beugefläche verwechselten (Brühl, Howes und Ridewood). Erstere Verwechslung hat dazu geführt, dass man früher der Wabenkröte in so fern eine Ausnahmestellung zuerkannte, als sie an den inneren Fingern drei, an den beiden äußeren zwei Phalangen besitzen sollte, während sie in der That wie die übrigen Anuren an den inneren Fingern zwei, an den äußeren drei Phalangen aufweist. Die Dorsalfläche ist besonders dadurch gekennzeichnet, dass sich hier im Bereich des unteren Radiusendes ein Sesambein vorfindet (*s* in Fig. 23). Emery (17) ist geneigt, in demselben das Intermedium zu sehen. Dieser Vermuthung kann ich nicht beipflichten; ich fand ein derartiges Sesambein auch bei vielen anderen Anuren an derselben Stelle, namentlich auch bei den Fröschen und Kröten (vgl. Fig. 24). Dasselbe ist bei allen in die Sehne der hier zusammentretenden beiden Köpfe des M. antibrachii lateralis superficialis (Ecker) eingebettet (Fig. 24 *M.ant.lat.s*). Von der Stelle, welche das Sesambein enthält, zweigen sich zwei Endsehnen ab, von denen die eine das untere Ende der Ulna umgreift, und lateralwärts ihr Ende findet, während die andere sich zum Naviculare begiebt. Derjenige Theil der Sehne, welcher jenes Sesambein einschließt, unterliegt einer stetigen Reibung seitens des unteren Radiusendes; der fortwährend ausgeübte Reiz hat dortselbst eine Umbildung des Sehnengewebes in Knochengewebe bewirkt. Howes und Ridewood (22) konnten dieses Sesambein bei jungen Exemplaren von Pipa nicht auffinden. Nach all Dem dürfte wohl einwandfrei angenommen werden können, dass dieser Knochen in Folge der Thätigkeit erworben wurde und keinen typischen Handwurzelknochen darstellt. Volarwärts artikulirt mit dem proximalen Ende des ersten Mittelhandknochens ein rundliches Knöchelchen, das dem ersten Randknochen an der Hand der übrigen Anuren entspricht. Über denselben zieht, wie ich an dem mir zur Verfügung gestandenen einzigen Exemplar sehen konnte, die Sehne eines Muskels hinweg, der an der Beugefläche des ulnaren Vorderarmtheils in dessen mittlerem Bereich entspringt, und dessen Sehne am ersten Mittelhandknochen endigt. — Versuchen wir eine Übereinstimmung im Bau der Handwurzel mit derjenigen der übrigen Anuren zu erzielen, so müssen wir in dem großen ulnaren Knochen ($h + p$) ein vereinigtes Pyramidale und Hamatum sehen. Das radiale keilförmige Stück (l) entspricht dem Lunatum, das unter ihm gelegene dem Naviculare. Das Multangulum maius ist mit dem proximalen Metacarpusende verwachsen, da die Epiphyse stark konvex und verknöchert ist (vgl. Brachycephalus*). Den beiden mittleren Mittel-

handknochen liegt je ein besonderes Stück auf, die beide etwas volarwärts verschoben sind.

Familie Dactylethridae.

Gattung *Xenopus**. Bei Xenopus laevis finden wir statt des großen ulnaren Stückes je ein gesondertes Pyramidale und Hamatum. Dem ersten Mittelhandstück liegt wie den übrigen ein gesondertes Carpale auf; im Übrigen sind die Verhältnisse dieselben wie bei Pipa. Eine nähere Beschreibung der Handwurzel dieses Thieres findet sich bei JUNGERSEN.

Zusammenfassende Besprechung.

Es ist eine der am meisten umstrittenen Fragen über den Anurencarpus, ob der ersten Reihe desselben drei oder nur zwei Stücke zuzurechnen seien, da, wie eine vergleichende Betrachtung der Handwurzel der verschiedenen Angehörigen dieser Gruppe ergeben hat, das Naviculare bei den einen Thieren innigere Beziehungen zu der proximalen Reihe unterhält, bei anderen von derselben mehr entfernt liegt. Die Ansichten der Forscher, die sich mit dieser Frage beschäftigten, gehen hierüber sehr aus einander. Die älteren, wie CUVIER (14), DUGÈS (15), ECKER (16), stellen dasselbe auf Grund ihrer Untersuchungen über die Handwurzel der Kröten und Frösche in die erste Reihe, ECKER (16) fügt noch besonders bei: »Offenbar ist die von DUGÈS und hier gebrauchte Benennung die allein richtige, nur dass hier das Os naviculare ganz außer Berührung mit der Gelenkfläche des Os antibrachii gekommen ist.« Dieser Auffassung trat GEGENBAUR (19) zum ersten Mal entgegen. Nach ihm ist das Naviculare ECKER's das Centrale, das Lunatum gleich dem Radiale und das Pyramidale gleich dem Ulnare, während das Intermedium ausgefallen sein soll. GEGENBAUR lässt es dabei dahingestellt, ob, wie dies der entsprechende Vorgang bei den Salamandrinen lehrt, das Intermedium mit dem Ulnare verwachsen, oder ob es — was er für wahrscheinlicher hält — in die Verwachsung der beiden Vorderarmknochen eingegriffen sei, wobei seine Masse also gleichsam als Verbindungskitt der beiden vordem getrennten Vorderarmknochen verbraucht wurde. Allerdings betont GEGENBAUR (19), dass einer derartigen Aufstellung nur der Werth einer Annahme beizumessen sei. Dass sie aber auch als solche nicht stichhaltig sein dürfte, geht einmal daraus hervor, dass einerseits für den Fall einer Verwachsung das Intermedium mit dem Ulnare

auch die Hohlhandpartie der A. interossea (ZUCKERKANDL) bezw. die A. perforans (EMERY) die Masse dieses Stückes durchbohren müsste, wie dies z. B. bei den Salamandrinen für das verwachsene Ulno-intermedium zutrifft, während sie in Wahrheit auswärts vom Lunatum, zwischen diesem und dem Pyramidale von der Beuge- zur Streckfläche des Carpus dringt. Gegenüber einer Mitbetheiligung des Intermedium an der Verwachsung der beiden Vorderarmknochen wäre andererseits zu betonen, dass es zahlreiche Fälle in der Wirbelthierreihe giebt, wo bei gleichzeitigem Fortbestehen eines Intermedium beide Vorderarmknochen verwachsen sind. Außerdem findet sich das entgegengesetzte Verhältnis, ein Fehlen des Intermedium neben einer vollständigen Trennung von Radius und Ulna in ausgesprochener Weise bei den Sauriern (BORN). In Anbetracht dessen schließe ich mich vollständig der Auffassung BORN's (9) an, dem es viel wahrscheinlicher erscheint, dass beim Zusammenrücken der Vorderarmknochen bis zur Verschmelzung ein am Rande des Carpus gelegenes Stück, wie das Naviculare, bei einem Theil der Anuren seine Unterlage verliert, als dass ein Stück, wie das Intermedium, vollständig verschwindet. Vielmehr müsste ein Zusammenrücken der beiden Vorderarmknochen, wie dies andere Fälle aufs beste bestätigen, die funktionelle Bedeutung des Intermedium erhöhen. Zwar sollen nach EMERY's Untersuchungen bei Larven von Rana esculenta und Pelobates Spuren dieses Intermedium in Form eines nicht mehr verknorpelnden Rudiments sich vorfinden, jedoch konnten meine hierauf gerichteten Beobachtungen an demselben Material ein derartiges Vorkommnis nicht bestätigen. Als weiteren und hauptsächlichen Einwand macht GEGENBAUR geltend, die Entwicklungsgeschichte lehre, dass das Naviculare ursprünglich den distalen Vorderarmepiphysen entrückt sei und erst nachträglich bei einigen Formen diese erreiche. Dies könnte aber eben so gut dem Lunatum und Pyramidale gegenüber behauptet werden, und hängt damit zusammen, dass die Anlage eines jeden Carpusstückes von einem gewissen Centrum ausgeht, das sich durch besondere Merkmale, auf die ich hier nicht näher eingehen will, kennzeichnet; derselbe liegt für das Naviculare allerdings entfernt vom Vorderarm, es trifft dies aber auch für die beiden anderen Stücke der ersten Reihe zu. Sämmtliche drei Knochen kommen der distalen Vorderarmepiphyse erst dadurch näher, dass sich die gewebliche Umbildung, welche ursprünglich nur im Centrum besteht, allmählich auch auf die Peripherie ausdehnt.

Von anderen Untersuchern haben JUNGERSEN (25), der sich mit

dem Carpus von Pipa und Xenopus beschäftigte, sowie HOFFMANN (10) in »BRONN's Thierklassen« die Deutung GEGENBAUR's angenommen, während EMERY (17) auf Grund ontogenetischer Untersuchungen am Carpus von Rana esculenta und Pelobates fuscus zu einer ganz neuen Auffassung gelangt. Danach verschmilzt das Radiale GEGENBAUR's mit einem Centrale *I* und einem Pisciforme schon sehr frühzeitig während des Embryonallebens zu einem Radio-Centrale. Das Naviculare rechnet er der distalen Reihe zu und sieht in ihm das »Carpale praepollicis«. Er begründet diese Auffassung mit der Ähnlichkeit, welche das Naviculare carpi mit dem gleichnamigen Element der Fußwurzel hat, und das WIEDERSHEIM als Tarsale des Prähallux bezeichnete. Eine derartige Schlussfolgerung ist jedoch meiner Ansicht nach verfehlt, da bekanntlich an dem Anurenfuß durch die Funktion herbeigeführte Verhältnisse vorliegen, welche von dem ursprünglichen Typus sehr abweichen, und da fernerhin die Bedeutung der einzelnen Fußwurzelstücke durchaus noch nicht einwandsfrei feststeht. Außerdem zeigt sich das Naviculare so sehr als berechtigtes und bleibendes Stück des eigentlichen Carpus, und so wohl ausgebildet, dass man es unmöglich als zu einem Rudiment gehörig auffassen kann. Die Entwicklungsgeschichte lässt auch einen derartigen Zusammenhang durchaus nicht erkennen. Die Stücke des »Präpollex« entwickeln sich vollständig unabhängig von dem Naviculare, das erste Auftreten desselben fällt in eine Zeit, wo von Einzelstücken des »Präpollex« noch keine Spur vorhanden ist. Die Entwicklungsgeschichte bietet auch, wie ich an Larven von Pelobates, Rana esculenta und temporaria, Bufo vulgaris übereinstimmend erkennen konnte, keinen Anhalt dafür, dass in dem Radiale GEGENBAUR's noch ein Centrale enthalten sei; ich sah dieses Stück stets einheitlich zur Entstehung kommen. Eben so wenig lieferte die Entwicklungsgeschichte Belege für das Vorhandensein eines Pisiforme oder eines überzähligen Carpale an der ulnaren Handseite, welche damit die Voraussetzung zu einer ehemaligen Existenz eines weiteren Fingers an der ulnaren Handseite aufkommen ließen.

HOWES und RIDEWOOD (22) haben an der Hand eines reichhaltigen Materials es unternommen, den Carpus der Anuren vergleichend-anatomisch zu untersuchen. Sie kamen dabei zu einer ganz neuen Auffassung. Das Naviculare betrachten sie als Centrale, und zwar »präaxiales Centrale«, während sie das Carpale *5* (*h* in meinen Figuren) als postaxiales Centrale ansehen. Diese Ansicht schien ihnen nahegelegt durch die Untersuchung der Handwurzel von Bombinator,

Discoglossus und besonders von Xenophrys, wo ein Bandzug vom Capitatum zum proximalen Ende des äußersten Metacarpus verlaufen soll. Bei Bombinator fand ich ein derartiges Band, dasselbe zieht aber mehr über die Dorsalseite hinweg und nicht zwischen der Gelenkfläche des Metac. *IV* und dem Hamatum, wie man erwarten sollte. Was den Knorpel betrifft, der bei Xenophrys in die Bandmasse eingeschlossen ist, so möchte ich darauf hinweisen, dass in der betreffenden Figur (22, Fig. 16) der dorsale Antheil der proximalen Metacarpusfläche sehr ausgeschweift erscheint, und es daher viel naheliegender sein dürfte, dasselbe als losgelösten Theil jener Gelenklippe anzusehen. Der Vergleich, den Howes und Ridewood mit dem Tarsus der Anuren ziehen, erscheint mir durchaus nicht gerechtfertigt. An der Fußwurzel ist es erklärlich, dass starker Druck einen Tarsalknochen bis auf einen Bandrest zum Schwinden bringen kann, die stetige Abnahme der distalen Knochen bezw. Knorpel vom tibialen zum fibularen Rand legt dies sehr nahe. Einen gleichen physiologischen Grund können wir für die Handwurzel nicht konstatiren. Im Gegentheil ist das Größenverhältnis der distalen Carpusstücke gerade ein umgekehrtes: je näher sie dem ulnaren Handrand liegen, um so größer sind sie. Ich kann daher die von Howes und Ridewood angeführten Gründe nicht als maßgebend genug erachten, um damit die für Gegenbaur's Deutung der distalen Carpusreihe sprechenden aufzuheben. Von vorn herein erscheint auch die Annahme zweier Centralia im Sinne von Howes und Ridewood wegen deren excentrischer Lage zweifelhaft. Außerdem steht, wie ich schon früher bei Besprechung der Handwurzel der Urodelen ausführte, durchaus noch nicht fest, ob in der That zwei Centralia als der typische Bestandtheil des ursprünglichen Carpus angenommen werden dürfen.

Wenn ich also die Deutung Gegenbaur's für die distale Carpusreihe annehme, so möchte ich dagegen die Stellung des Naviculare in die erste Reihe besonders vertheidigen. Erwägt man, dass der Vorderarm der Anuren eine Auswärtsdrehung derart erfahren hat, dass nunmehr das untere Radiusende an der aufgestützten Hand ganz ulnarwärts sich befindet, und zieht man weiterhin in Betracht, dass mit der Drehung des Vorderarms gleichzeitig eine mäßige gleich gerichtete Drehung und Hebung der äußeren Handwurzelstücke vor sich ging, so ist es begreiflich, dass dadurch das Naviculare seinen Anschluss an den Vorderarm etwas verlor. Durch die Drehung wurde radialwärts eine freiere Beweglichkeit des Daumens erzielt. Von

dieser Drehung des Unterarms konnte das Centrale als ein ursprünglich inmitten der Handwurzel gelegenes Stück entweder gar nicht, oder gegebenen Falls nur in der Weise beeinflusst werden, dass es an den ulnaren, nicht aber an den radialen Rand rückte. Diese physiologische Erwägung ergänzt daher den entwicklungsgeschichtlichen Befund an Pelobates vollständig, wonach das Centrale mit dem Hamatum bezw. Capitato-hamatum verwachsen ist. Die Größe dieses Stückes ist mit einer derartigen Verschmelzung aus zwei Elementen sehr wohl zu vereinbaren. Das von BORN bei Larven von Alytes obstetricans gefundene Centrale halte ich für identisch mit dem meinigen, zweifelhaft dagegen ist mir dies in Beziehung auf das Centrale *II* von EMERY.

Radiale Randknochen (Präpollex). Wie aus dem beschreibenden Theil zu entnehmen ist, kommen an der radialen Randseite der Anuren »überzählige Handwurzelelemente« vor, und zwar fand sich bei Pipa und Xenopus nur ein derartiges überzähliges Knochenstück, bei den übrigen Anuren waren dagegen zwei oder drei, und bei Hyla cyanea sogar fünf solche Stücke vorhanden. Diese Randstücke sind entweder sämmtlich verknöchert, oder können alle oder nur ein Theil derselben zeitlebens knorpelig bleiben; für den letzteren Fall betrifft die Verknöcherung nur das eine bezw. zwei proximale Stücke. Sehr wechselvoll ist die Form, welche der sogenannte »Präpollex« annimmt. Besser als eine Beschreibung vermag eine Vergleichung an der Hand der Figuren dies zu zeigen; zugleich ist dabei die Mannigfaltigkeit der Größenunterschiede der einzelnen Randstücke unter sich wie auch im Verhältnis zu den eigentlichen Handwurzelstücken ersichtlich. Beständiger dagegen sind die Lagebeziehungen dieser Elemente, und die für Rana nach dieser Richtung gemachten Angaben treffen fast durchweg auch für die übrigen Formen zu.

Auf all die berührten Abweichungen in Zahl, Größe und Form stoßen wir nur bei einer vergleichenden Betrachtung der verschiedenen Familien oder mehrerer Gattungen einer Familie, innerhalb einer und derselben Gattung und noch mehr innerhalb der Art sind diese Verhältnisse typisch und bleibend.

Was die Bedeutung der in Rede stehenden überzähligen Randknochen betrifft, so gehen die Ansichten fast aller Forscher, die sich damit beschäftigt haben, übereinstimmend dahin, dass sie in ihrer Gesammtheit einen rudimentären Finger, einen Atavismus darstellen, der die Abstammung der Anuren von einer fünf-, oder nach EMERY (18) sogar sechsfingerigen Urform verrathe. Eine solche Annahme

wird nahe gelegt durch die Lage des »Präpollex« sowie durch die Zusammensetzung desselben aus mehreren sich an einander angliedernden Einzelstücken. Über die Bedeutung dieser letzteren gehen die Ansichten etwas aus einander. DUGÈS (15) sieht das proximale Knochenstück als ein Metacarpale, das folgende als erste Phalanx an etc. EMERY's (18) Auffassung schließt dieselbe Deutung in sich. GEGENBAUR, und mit ihm viele andere Forscher, bezeichnen das proximale Stück als Carpale, das zweite als Metacarpale etc. Unter der vorläufigen Voraussetzung, dass die Gesammtheit der Randknochen in der That einen rudimentären Finger darstellt, möchte ich ersterer Anschauung beitreten, und zwar desshalb, weil der erste Randknochen sich an das benachbarte Metacarpale in ganz derselben Weise anlegt und mit ihm durch ein Band eben so verbunden ist, wie dies für die übrigen Metacarpalia unter einander zutrifft. Diese Deutung würde es in sich schließen, dass bei dem erwähnten Exemplar von Hyla cyanea der Daumen ein Metacarpale und vier Phalangen, also mehr als jeder der übrigen vier Finger besaß. Dies ist sehr unwahrscheinlich, da ja im Gegentheil die beiden inneren Finger der Anuren nur zwei Phalangen, also weniger als die mit drei Phalangen versehenen äußeren Finger besitzen; zugleich wird aber dadurch die Auffassung der Randknochen als Rudiment eines Daumens sehr in Frage gestellt. Der Einwand, dass der Fund von fünf Einzelstücken eine große Ausnahme sei, und desshalb wohl auch keinen morphologischen Werth beanspruchen könne, kann wohl nicht mit Recht erhoben werden, da diese Fünfzahl sich an beiden Händen zeigte; ich halte sogar dafür, dass eine die Dreizahl überschreitende Anzahl von Gliedern ursprünglich stets den »Präpollex« bei Hyla cyanea zusammensetzte und erst nachträglich eine Verminderung durch Verschmelzung eintritt; ganz denselben Vorgang hat ja BORN für den »Prähallux« von Rana und Bufo festgestellt.

Einer Erklärung der Randknochen als Rudiment eines Daumens steht auch der Umstand entgegen, dass keine mehr als vierfingerige Form bekannt ist, von der mit Bestimmtheit die Anuren abgeleitet werden könnten, und unter der bloßen Voraussetzung einer solchen müssten wir doch erwarten, dass die Urodelen dieses Rudiment mindestens in eben so ausgeprägter Weise besitzen wie die Anuren. Der »Rudimenttheorie« KOLLMANN's, wonach der »Präpollex« und »Prähallux« von rudimentären Strahlen abzuleiten wären, welche bei der Umformung der Fischflosse in die Batrachierhand mit aufge-

nommen wurden, muss dasselbe eben ausgesprochene Bedenken entgegengesetzt werden.

Ist somit die Deutung der Randknochen als »Präpollex« nicht einwandsfrei, so muss auch der Versuch, dieselbe der Anschauung TORNIER's (35) anzupassen, beanstandet werden. Dieser Forscher fasst den bei einer großen Zahl von Säugern vorkommenden »Prähallux« als eine theilweise Verknöcherung der Sehne des M. abductor hallucis auf, die erst postembryonal eintreten soll. Zu den Randknochen begeben sich bei den Anuren zwei Muskeln, die nach ECKER als M. abductor und adductor pollicis bezeichnet werden (Fig. 25). Ersterer entspringt vom distalen Ende der Ulna und endet mit einer Portion am proximalen Ende des ersten Fingers, mit seiner mehr radial gelegenen setzt er sich an die beiden Randknochen an; jedoch findet er nicht immer hier sein Ende, verläuft vielmehr, wie ich besonders beim männlichen Frosch feststellen konnte, mit einer Endsehne weiter bis zum Ende des Metacarpale *II* und endet an der hier befindlichen Rauhigkeit. Man müsste demnach TORNIER's Anschauung zufolge annehmen können, dass die Randknochen in der Sehne des letzteren Muskels durch Verknöcherung entstanden sind. Die überaus starke Ausbildung der Randknochen bei einigen Anurenformen, welche zur Breite der Sehne in einem starken Missverhältnis steht, lässt jedoch daran zweifeln. Auch ist darauf hinzuweisen, dass die Randknochen der Anuren sich schon in der Larvenperiode anlegen wie die Finger, zwar etwas später als diese, aber in ganz derselben Weise. Die Anlage der einzelnen Stücke erfolgt in proximodistaler Reihenfolge, und zwar hyalinknorpelig, nicht faserknorpelig, wie es für Sesambeine verlangt werden müsste, und wie dies für das erwähnte Sesambein am Ende des Radius zutrifft.

Eine von den dargelegten Ansichten abweichende ist die neuerdings von ALBERTINA CARLSSON (11) aufgestellte. Von der Voraussetzung ausgehend, dass sie keine unübersteigliche Kluft zwischen einem Sesamknochen und einem Skelettknochen herausfinden könne, da sich beide ontogenetisch gleich verhalten, sowie unter Berufung auf die Thatsache, »dass die sogenannten überzähligen Knochen als wirkliche Sesamknochen, d. i. eine Ossifikation in einem Ligament oder in einer Sehne entstanden sind«, kommt zunächst CARLSSON zu dem Schluss, »dass Hand und Fuß durch Incorporirung von ursprünglich als Sesamknochen entstandenen Bildungen ihr Volumen vergrößern können«. »Von diesem Stadium leiten sich Zustände ab, wo der Knochen sich vergrößert, Gelenkflächen und Ligamente

erhält und mehrere Muskeln mit ihm in Verbindung treten, und so an der betreffenden Stelle die Bedingung oder nothwendige Voraussetzung eines neuen Strahls abgiebt.« In dieser Erklärung, welche also die Randknochen als typisch gewordene Neubildung auffasst, findet A. CARLSSON zugleich einen Aufschluss für das häufige Vorkommen der Randknochen bei solchen Thieren, welche graben, klettern oder schwimmen, und desshalb eines breiten Fußes bedürfen, sie zieht weiterhin die Schlussfolgerung, dass »die sechste Zehe« (und wohl auch der »Präpollex«) der Anuren und der Randknochen der Säugethiere als »konvergente Bildungen« zu betrachten seien.

Zu Gunsten letzterer Ansicht könnte angeführt werden, dass der Präpollex sich ontogenetisch später anlegt und auch häufig zeitlebens knorpelig bleibt, während die übrigen Skeletttheile der Hand verknöchern. Daraus kann ein verschiedenes Alter der beiderlei Handwurzeltheile und die phylogenetisch jüngere Stellung der Randknochen in Folge späterer Erwerbung abgeleitet werden.

Nicht ohne Weiteres vermag ich dagegen A. CARLSSON beizustimmen, wenn sie den Unterschied zwischen Sesambein und eigentlichen Skelettknochen unter Berufung auf PFITZNER's (32) Anschauung von Sesambeinen gering achtet. Diesen Unterschied verwischt allerdings der von PFITZNER aufgestellte Begriff von Sesambeinen, derselbe schließt aber andererseits die Betheiligung der Funktion bei der Bildung dieser Sesambeine aus und bezeichnet sie als echte, aber rudimentäre Skelettstücke. Damit, dass A. CARLSSON die Entstehung von Sesambeinen in Sehnen zugiebt, andererseits aber sie zu typischen Skelettstücken werden lässt, muss sie auch in letzter Linie die Umwandlung von Faserknorpel in Hyalinknorpel zugeben, wogegen die Forschungen in der Gewebelehre streiten. Dem widerspricht die histologische Untersuchung, welche feststellt, dass der Vorgang in der umgekehrten Reihenfolge stattfindet.

Aus dem Vorhergehenden ist zu entnehmen, dass keine der bestehenden Auffassungen eine durchaus befriedigende Erklärung für die Bedeutung der Randknochen der Anuren zu geben vermag. Wir wollen daher versuchen, aus den vorhandenen Thatsachen eine bestimmte Schlussfolgerung zu gewinnen. Aus der hyalin-knorpeligen Anlage der in Rede stehenden Bildung ist abzuleiten, dass dieselbe zu den typischen Theilen des Skeletts gehört; dies spricht sich auch in der Beständigkeit ihrer Form-, Größen- und sonstiger Verhältnisse bei einer und derselben Gattung bezw. Art aus. Andererseits legt es der große Wechsel dieser Verhältnisse bei den verschiedenen

Gruppen und die besondere Betrachtung der Randknochen bei einzelnen Formen, wie z. B. von Limnodynastes nahe, in den Randknochen Bildungen von besonderem funktionellem Werth zu sehen. Die mehr oder weniger selbständige Funktion der Randknochen hängt im Einzelnen von ihrer Größe und ihren Beziehungen zu den benachbarten Handtheilen ab. Dieselbe wird eine selbständige sein können bei Limnodynastes und Discoglossus, während die Bewegungen des »Präpollex« mehr solidarisch zusammengehen werden mit denjenigen des ersten Fingers bei den übrigen Formen. Dabei ist es naheliegend, demselben eine Mitwirkung bei der Entgegenstellung des Daumens zuzuschreiben, wozu er sich durch seine Lage und seine Muskelverbindung sehr wohl eignet. Die Wirkung der Muskeln geschieht der Art, dass das proximale Ende des »Präpollex« auf dasjenige des ersten Metacarpus drückt und denselben dadurch zum Spreitzen veranlasst; verstärkt wird die Wirkung, wenn der M. abductor pollicis sich auch noch an der Gräte des ersten Metacarpus mittels einer Sehne ansetzt, wie dies für das Männchen von Rana u. a. zutrifft. Diese engen Beziehungen zwischen Präpollex und Daumen geben auch Howes und Ridewood (22) zu, wenn sie sagen: »In some forms there is a great tendency for it (i. e. praepollex) to enter into direct connection with the 2nd matacarpal either by simple apposition or by fusion with the warted crest of the same.« Da diese Gegenüberstellung des Daumens besonders bei der Begattung zur Geltung kommt, so dürfte auch die Wirkung der Randknochen hierbei von besonderer Wichtigkeit sein; ein Beleg hierfür findet sich darin, dass die Randstücke viel früher bei den männlichen Anuren verknöchern als bei den Weibchen, bei denen dieselben sogar zeitlebens knorpelig bleiben können.

Über den Tarsus der Anuren habe ich an Larven von Rana, Bufo und Pelobates Untersuchungen angestellt, welche die aus der Litteratur bekannten, und in vieler Beziehung übereinstimmenden Ergebnisse bestätigen konnten; namentlich möchte ich die von Anfang an einheitliche Entwicklung von Astragalus und Calcaneus besonders hervorheben. Was die Deutung der Stücke der distalen Reihe betrifft, so stimme ich am meisten der ganz neuerdings von Chomiakoff (12) aufgestellten Ansicht bei. Den sogenannten »Prähallux« halte ich eben so wie die meisten übrigen Untersucher, im Gegensatz aber zu Emery (18) und Perrin (31), nicht für das Rudiment einer sechsten Zehe, sondern für eine typische Bildung des Anurenfußes von besonderem morphologischem und funktionellem

Werth. Hauptsächlich bestimmend für diese Meinung war für mich ein schon von DUGÈS (15) und BORN (7) mit Bufo viridis angestellter physiologischer Versuch, dessen Ergebnis ich bestätigen kann, und der deutlich zeigt, dass der sog. »Prähallux« als »Scharrkralle« zum Einwühlen in die Erde ähnlich wie diejenige des Maulwurfs benutzt wird.

Tübingen, im Juni 1897.

Litteraturverzeichnis.

1. K. BARDELEBEN, Zur Morphologie des Hand- und Fußskelets. Jen. Zeitschrift für Naturw. Bd. XIX. 1885. p. 27—32.
2. Derselbe, Über neue Bestandtheile der Hand- und Fußwurzel der Säugethiere, sowie die normale Anlage von Rudimenten »überzähliger« Finger und Zehen beim Menschen. Ibid. p. 149—164.
3. Derselbe, Hand und Fuß. Referat in Verhandlungen der Anat. Gesellsch. Jena 1894.
4. G. BAUR, Beiträge zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Vertebraten. I. Thl. Batrachier. Jena 1888.
5. Derselbe, Neue Beiträge zur Morphologie des Carpus der Säugethiere. Anat. Anzeiger Bd. IV. 1889.
6. G. BAUR, Der Carpus der Schildkröten. Anat. Anzeiger 1892.
7. G. BORN, Die sechste Zehe der Anuren. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.
8. Derselbe, Der Carpus und Tarsus der Saurier. Ibid. Bd. II.
9. Derselbe, Nachträge zu Carpus und Tarsus. Ibid. Bd. VI.
10. BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Abth. Amphibien und Reptilien von HOFFMANN.
11. A. CARLSSON, Untersuchungen über die weichen Theile der sogenannten überzähligen Strahlen an Hand und Fuß. Bihang till k. Svenska Vet. Acad. Handlingar. Bd. XVI. Afd. 4. No. 8. Stockholm 1891.
12. M. CHOMIAKOFF, Die Entwicklung des Tarsus bei Pelobates fuscus. Bull. soc. Imp. Natural. Moscou. 1894. No. 3. p. 351—356, 357.
13. H. CREDNER, Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauenschen Grundes bei Dresden. VI. Thl. Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Gesellsch. Bd. XXXVIII. 1886.
14. G. CUVIER, Recherches sur les ossemens fossiles. 4me édition. Tome X. Paris 1836.
15. DUGÈS, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. Paris 1834.
16. A. ECKER u. R. WIEDERSHEIM, Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—1882.
17. C. EMERY, Studi sulla Morfologia dei Membri degli Anfibie sulla Filogenia del Chiropterigio. 1894.
18. Derselbe, Zur Morphologie des Hand- und Fußskeletts. Anat. Anzeiger V. 1890.

18a. R. Fick, Über die Form der Gelenkflächen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1890. p. 391—402.
19. C. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. »Carpus und Tarsus.« Leipzig 1864—1865.
20. Derselbe, Über das Archipterygium. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. VII. 1872.
21. A. Goette, Über Entwicklung und Regeneration des Gliedmaßenskeletts der Molche. Leipzig 1879.
22. G. B. Howes and W. Ridewood, On the Carpus and Tarsus of the Anura. Proc. Zool. Soc. of London. 1888.
22a. Henke u. Reyher, Studien über die Entwicklung der Extremitäten des Menschen etc. Sitzungsber. d. k. Akad. der Wiss. III. Abth. Juliheft 1878.
23. Hyrtl, Cryptobranchus japonicus. Schediasma anatomicum. Vindobonae 1865.
24. Jordan, Die Entwicklung der vorderen Extremitäten der anuren Batrachier. Inaug.-Diss. Leipzig 1888.
25. H. F. E. Jungersen, Remarks on the hand in Pipa and Xenopus. Annals and Magaz. of Natural History. Vol. VIII. 1891.
26. G. Kehrer, Beiträge zur Kenntnis des Carpus und Tarsus der Amphibien, Reptilien und Säuger. Berichte der naturf. Gesellsch. zu Freiburg. Bd. I. 1886.
26a. W. Kükenthal, Über die Hand der Cetaceen. Anat. Anzeiger. III. Jahrg. 1888.
27. H. Leboucq, Sur la Morphologie du Carpe et du tarse. Anat. Anzeiger. I. Jahrg. 1886.
28. C. Mayer, Beiträge zu einer anatomischen Monographie der Rana Pipa. Verhandl. der Kais. Leop. Carol. Acad. d. Naturforscher. Bonn. Bd. XII. Heft 2. 1825.
29. J. F. Meckel, System der vergleichenden Anatomie. VI Bde. Halle 1821 bis 1833.
30. R. Owen, Anatomy of Vertebrates. Vol. I. 1866.
31. Perrin, Zool. Jahresbericht 1893 u. 1894.
32. Pfitzner, Beiträge zur Kenntnis des menschlichen Extremitätenskeletts. II. Abth. IV. Sesambeine des menschlichen Körpers. Morphol. Arbeiten, herausgeg. von Dr. G. Schwalbe. I. Bd. Jena 1892.
33. H. Strasser, Zur Entwicklung des Extremitätenskeletts bei Salamandra und Triton. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.
34. Derselbe, Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandra und Triton. Ibid. Bd. V. 1879. p. 240—315.
35. G. Tornier, Über den Säugethier-Prähallux. Archiv für Naturgeschichte. Bd. LVII, 1. Berlin, Nikolai 1891.
36. R. Wiedersheim, Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876. Nachtrag ibid. Bd. III.
37. Derselbe, Über die Vermehrung des Os centrale im Carpus und Tarsus des Axolotl. Ibid. Bd. VI. 1880.
38. Derselbe, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3. Aufl. Jena 1893.

39. R. Wiedersheim, Das Gliedmaßenskelett der Wirbelthiere, mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892.

40. K. Zittel, Handbuch der Paläontologie. I. Abth. Paläozoologie. Bd. III. München und Leipzig 1887—1890.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

Fig. 1. Fuß von Archegosaurus (Tübinger Exemplar).
Fig. 1*a*. Derselbe. Skizze von Froriep.
Fig. 2. Linke Hand von Menopoma (Dorsalfläche).
Fig. 3. Rechter Fuß von Menopoma (Dorsalfläche).
Fig. 4. Linker Fuß von Menopoma.
Fig. 5. Linker Hinterfuß von Siredon pisciformis (erstes Exemplar vgl. Text).
Fig. 6. Linke Hand von Siredon pisciformis (drittes Exemplar vgl. Text).
Fig. 7. Flächenschnitt durch die Vorderextremität einer Larve von Triton taeniatus (8 mm Kopfschwanzlänge). Vergr. 150.
Fig. 8. Flächenschnitt durch die Vorderextremität einer Larve von Triton taeniatus (9,5 mm Kopfschwanzlänge). Vergr. 175.
Fig. 9. Flächenschnitt durch die Vorderextremität einer Larve von Trition cristatus (zur Zeit des Auswachsens des dritten Fingers). Vergr. 130.

Tafel V.

Fig. 10. Flächenschnitt durch die Vorderextremität einer Larve von Triton taeniatus (12 mm Kopfschwanzlänge). Vergr. 110.
Fig. 11. Rechte Hand von Rana temporaria (Dorsalfläche).
Fig. 12. Linke Hand von Ceratophrys cornuta (Dorsalfläche).
Fig. 13. Linke Hand von Cystignathus bronnii (Dorsalfläche).
Fig. 14. Rechte Hand von Megalophrys montana (Dorsalfläche).
Fig. 15. Rechte Hand von Alytes obstetricans (Dorsalfläche).
Fig. 16. Linke Hand von Bombinator igneus (Dorsalfläche).
Fig. 17. Rechte Hand von Pelobates fuscus (Dorsalfläche).
Fig. 18. Rechte Hand von Phryniscus albifrons (Dorsalfläche).
Fig. 19. Linke Hand von Bufo agua (Dorsalfläche).
Fig. 20. Rechte Hand von Polypedates leucomystax (Dorsalfläche).
Fig. 21. Rechte Hand von Limnodytes (Dorsalfläche).
Fig. 22. Linke Hand von Hyla cyanea (Dorsalfläche).
Fig. 23. Linke Hand von Pipa surinamensis (Dorsalfläche).
Fig. 24. Linke Hand von Rana temporaria (*s*, Sesambein). Volarfläche.
Fig. 25. Rechte Hand von Rana temporaria (Volarfläche).

Über einen durch Knospung sich vermehrenden Cysticercus aus dem Maulwurf.

Von

Dr. med. **Amandus Bott.**

(Aus dem zoologischen Institut Würzburg.)

Mit Tafel VI und VII.

1. Befund, Konservirung, Untersuchungsmethode.

Das Material, das zu den vorliegenden Untersuchungen verwendet wurde, stammt aus einem Maulwurf, den der Präparator am hiesigen zoologischen Institute, Herr A. Hock, vor etwa zehn Jahren von einem seiner Freunde erhielt. Das Thier war durch seine enorme Größe aufgefallen, es schien wassersüchtig zu sein. Beim Einschneiden in die Haut quoll eine schleimig körnige Masse hervor, die nach den Worten des Herrn Hock das Aussehen einer dicken Sagosuppe hatte. Die Masse bestand aus einer serösen Flüssigkeit, in der eine Menge kleiner, weißer Blasen suspendirt war. Bei genauerem Zusehen ergab sich, dass diese Blasen Finnen waren; nur musste auffallen, dass die einzelne Finne nicht in einer bindegewebigen Cyste des Wirthes eingeschlossen war, sondern frei im Unterhautzellgewebe lag. Aber nicht nur unter der Haut fanden sich jene Blasen, sondern auch in der Bauch- und Brusthöhle und in den verschiedensten Organen, das ganze Thier war von denselben durchsetzt. Ungefähr die Hälfte der Cysticerken wurde in Alkohol konservirt und aufbewahrt; die andere Hälfte ging verloren, jedenfalls weil man bei der ungemeinen Anzahl der Blasen kein Gewicht darauf legte, sie alle zu konserviren. Von den aufbewahrten Finnen waren im Laufe der Jahre viele im zoologischen Kurs verarbeitet worden. Das noch vorhandene Material besteht nach meiner Schätzung aus etwa 17000 Exemplaren, so dass man die Zahl der von dem

einen Maulwurf beherbergten Finnen auf mindestens 30 000 angeben darf. Herr Prof. BOVERI hatte, als er aus diesem Material Demonstrationspräparate für seine Vorlesungen anfertigte, Zustände gefunden, welche ihm eine Vermehrung der Finnen durch am Hinterende der Blasen sprossende Knospen unzweifelhaft machten. Da über eine derartige ungeschlechtliche Fortpflanzung von Cysticerken in den einschlägigen Sammelwerken nichts zu finden war, überwies mir Herr Prof. BOVERI das vorhandene Material behufs einer eingehenderen Untersuchung, deren Ergebnisse im Folgenden niedergelegt sind.

Aus den in Alkohol aufbewahrten Finnen suchte ich zunächst eine große Anzahl wohlerhaltener Exemplare aus, färbte sie in Boraxkarmin und hellte sie in Nelkenöl auf. So gewann ich Objekte, welche zum Studium der Formverhältnisse des ganzen Thieres sehr gut brauchbar waren. Da mir sofort eine große Mannigfaltigkeit in der Gestalt und Größe der einzelnen Individuen auffiel, wählte ich nun aus dem gefärbten Material Repräsentanten jeder Form und Größe aus und schloss sie in Kanadabalsam ein. Diejenigen Exemplare, welche zum Studium der Histologie dienen sollten, übertrug ich aus dem Nelkenöl in Xylol, nachdem ich vorher bei schwacher Vergrößerung mit Hilfe des ABBE'schen Zeichenapparates eine Skizze der Formverhältnisse zum Zwecke der späteren Orientirung entworfen hatte. Hierauf bettete ich die Objekte in Paraffin ein und fertigte Schnittserien mittels des JUNG'schen Mikrotoms. Die Schnitte wurden mit Wasser oder mit Eiweiß-Glycerin aufgeklebt und in Kanadabalsam eingeschlossen. Da aber die Färbung die Details der Struktur nicht genügend hervortreten ließ, auch eine nochmalige Tinktion der Schnitte in Boraxkarmin keine befriedigenden Resultate lieferte, so wurde die Schnittfärbung mit Hämatoxylin versucht, deren Ergebnisse sehr gute waren. Die Isolirung der Haken durch Maceration des Gewebes glückte mir nicht, da stets die Haken durch verdünnte Kalilauge etc. eher zerstört waren als der Körper des Thieres. Doch gelang es, an den gefärbten und in Kanadabalsam eingeschlossenen Cysticerken, sowie auch an zwei ungefärbten, in Glycerin aufbewahrten Exemplaren die Formverhältnisse der Haken genau zu studiren.

2. Beschreibung der verschiedenen Entwicklungsstadien.

Bei der Beschreibung der an Gestalt und Größe so verschiedenen Cysticerken ist es zweckmäßig, mit der Schilderung der

kleinsten freien Blasen zu beginnen, weil diese die jüngsten Entwicklungsstufen darstellen, von denen ausgehend es mir leicht gelang, eine Reihe von Exemplaren aufzufinden, welche die verschiedenen Entwicklungsstadien bis zum fertigen Cysticercus mit ausgebildetem Skolex repräsentiren. Die kleinsten Blasen, die meist von kugelrunder, seltener von ovaler Gestalt sind, und die noch keine Spur von Skolexanlage erkennen lassen, haben als Mittel zahlreicher Messungen einen Durchmesser von 0,45 mm. Es finden sich aber auch schon junge Finnen von 0,25 mm, andererseits solche von 0,78 mm, die ebenfalls noch keine Spur einer Skolexanlage aufweisen. Den Beginn der Skolexbildung habe ich an einzelnen Blasen beobachtet, die nur 0,51 mm Durchmesser hatten, während sie in der Regel erst beginnt, wenn die Blasen eine Größe von 0,77 mm erreicht haben. Unter fortwährender Vergrößerung der Blase bildet sich der Kopfzapfen allmählich aus, und wenn Saugnäpfe und Haken vorhanden sind, hat der Blasenwurm eine durchschnittliche Länge von 2,35 mm und einen Querdurchmesser von 1,28 mm. Dabei ist vorausgesetzt, dass der Skolex noch vollständig in die Blase eingestülpt ist. In diesem Zustande haben die Finnen, wie schon aus den angegebenen Maßen ersichtlich ist, eine ovale, eiförmige Gestalt; doch ist das Verhältnis zwischen dem Längen- und Querdurchmesser durchaus nicht konstant, sondern es kommen auch Formen vor, die sich der Kugelgestalt nähern, und wieder andere, die walzenartig in die Länge gezogen sind. Diese Unterschiede scheinen vor Allem durch verschiedene Kontraktionszustände bedingt zu sein.

Die Wandung des Kopfzapfens zeigt im eingestülpten Zustande mehrfache Falten oder Runzeln, die mehr oder weniger weit in den Centralraum des Kopfzapfens vorspringen und ein Bild auf Längsschnitten erscheinen lassen, wie es Taf. VI, Fig. 6 darstellt. In der Regel ist der Kopfzapfen gerade in den Blasenhohlraum hineingewachsen, die Fälle, in welchen ich eine Knickung oder Biegung desselben beobachtete, dürften als Ausnahme gelten.

An den Exemplaren mit ausgestülptem Skolex lassen sich die Formverhältnisse des Kopfes sehr gut studiren (Taf. VI, Fig. 1). Der Kopf ist walzenförmig, gewinnt aber in der Höhe der Saugnäpfe auf einem Querschnitt fast das Aussehen eines Quadrates, weil die vier kräftigen Saugnäpfe ziemlich weit vorspringen. Der Durchmesser der Saugnäpfe beträgt im Mittel 0,22 mm, die größte Breite des Kopfes in der Höhe der Saugnäpfe 0,58 mm. Der Scheitel des

Kopfes springt zapfenartig ziemlich weit über die Region der Saugnäpfe vor und enthält zu äußerst das linsenförmige Rostellum, das eine Breite von 0,24 mm aufweist. Es trägt zwei Kränze von je 12, seltener 14 Haken. Die Haken des vorderen Kranzes sind größer als die des hinteren und alterniren mit diesen. Der Haken zeigt eine schön gekrümmte Sichel, einen ziemlich schlanken nach vorn gerichteten Fortsatz, den Wurzelfortsatz, und einen kürzeren, nach hinten und außen gerichteten Zahnfortsatz. Letzterer zeigt an der Stelle, mit der er auf dem Rostellum aufsitzt, eine knopfartig verbreiterte basale Fläche, wie aus Fig. 18 *e*, Taf. VII ersichtlich ist. Taf. VII, Fig. 18 *a—d* zeigt die Gestalt der großen und kleinen Haken bei seitlicher Betrachtung. Der Kontour der Sichel geht auf der konvexen Seite in der Weise auf den Wurzelfortsatz über, dass die Grenze zwischen Sichel und Wurzel bei den kleinen Haken durch einen deutlichen Einschnitt markirt ist, während bei den großen Haken an jener Stelle eine buckelartige Erhebung vorhanden ist, die ihrerseits gegen Sichel und Wurzelfortsatz durch mehr oder minder deutliche Einschnitte abgegrenzt wird. Die Gesammtlänge (*a—b*) der großen Haken beträgt nach vielen Messungen 0,19 mm, die der kleinen 0,14 mm. Bei den ersteren misst die Entfernung (*a—c*) der Sichelspitze von der Spitze des Zahnfortsatzes 0,096 mm, bei den anderen 0,075 mm, der Abstand (*b—c*) zwischen den Enden von Wurzel und Zahn 0,081 bezw. 0,096 mm; die Länge (*a—d*) der Sichel beträgt 0,1 und 0,12 mm. Der Kopf geht mit einer unbedeutenden Verjüngung in den Hals über, wie ich der Einfachheit halber den zwischen Kopf und Schwanzblasen liegenden Theil nennen will. Der Hals ist rund, lässt in der Regel fünf bis acht quere Runzeln oder Falten erkennen und nimmt nach hinten an Breite etwas zu. Der Hohlraum des Halses steht mit dem der Schwanzblase in Zusammenhang; letztere ist länglich oval, in anderen Fällen hat sie eine mehr kugelförmige Gestalt. Im Innern der Blase bemerkt man mitunter Anhäufungen von dem durch die Alkoholbehandlung geronnenen Inhalt. Die Exemplare unseres Blasenwurms mit ausgestülptem Skolex haben eine Gesammtlänge von 2,8 mm, wobei auf den Hals mit Kopf 1,1, und auf die Schwanzblase 1,7 mm treffen. Auch hier sind die Maße nicht starr in ihrem Verhältnis, es kommt, wenn auch selten, vor, dass die Schwanzblase kürzer ist als das Vordertheil. Der kleinste, vollständig ausgebildete Cysticercus mit ausgestülptem Skolex maß 1,9 mm (Kopf mit Hals 1, Schwanzblase 0,9 mm), der größte

3,3 mm (1,3 bezw. 2 mm). Diese Variabilität scheint mir ganz gut mit den bei den vorausgehenden Entwicklungsstufen gefundenen Größenschwankungen übereinzustimmen. Das eine Thier entwickelt sich rascher und erreicht schon bei geringerer Größe den fertigen Zustand, während in einer anderen Blase der Skolex erst später angelegt wird, so dass der Blasenwurm eine bedeutendere Größe erreichen kann, bis der Skolex vollständig ausgebildet ist. Nach der Ausstülpung erfährt unser Cysticercus keine Größenzunahme mehr, da gerade das Ausstülpen gewöhnlich die Einleitung zu einem Entwicklungsprocess ist, der zu einer völligen Obliteration der Schwanzblase führt, wie unten näher beschrieben werden soll.

3. Histiologie der Blasenwandung.

Zur Beurtheilung des unten zu beschreibenden Knospungsvorganges war es geboten, die Histiologie der Blasenwandung so weit als möglich zu analysiren. Neue Beobachtungen auf diesem schwierigen Gebiet zu machen, dies war bei der Art der Konservirung von vorn herein nicht zu hoffen, und um so weniger, nachdem inzwischen BLOCHMANN (39) und seine Schüler gezeigt haben, welche ungemein komplicirten Verhältnisse hier vorliegen, und welche specifischen und verschiedenartigen Methoden erforderlich sind, um die einzelnen Elemente, welche das Cestodengewebe zusammensetzen, darzustellen und unterscheidbar zu machen. Immerhin ist zu betonen, dass die Bilder, die ich auf Schnitten durch fertige Skoleces erhielt, eine sehr große Übereinstimmung mit dem von BLOCHMANN entworfenen schematischen Durchschnitt (Fig. 1) darbieten: Das Maschenwerk der Grundsubstanz, die Parenchymzellen, die Epithelzellen, die Art, wie deren periphere Enden sich zwischen den hier gelegenen Muskelfibrillen ausfasern, um an die Cuticula heranzutreten, die Exkretionskanäle mit ihren Wimperorganen — all Dies stellt sich aufs deutlichste dar. Es darf also angenommen werden, dass auch die Bilder der Blasenwand im Großen und Ganzen zuverlässig sind. Taf. VII, Fig. 14 zeigt einen Längsschnitt durch den indifferenten Theil einer ausgewachsenen Blase. Die Dicke der Wand beträgt circa 0,05 mm. Zu äußerst erkennt man die Cuticula, die hier im Vergleich zur Skolexanlage sehr dünn ist. Trotzdem lässt sich eine undeutliche Struktur, eine Art von Körnelung oder Strichelung erkennen. Ihre Innenfläche setzt sich mit einer in Hämatoxylin dunkel färbbaren Grenzschicht scharf gegen das darunter gelegene Parenchym ab.

Dicht unter der Cuticula findet sich eine einfache Lage von

cirkulären Muskelfasern, und weiter nach innen ein System von Längsmuskeln, die zusammen als peripheres Muskelsystem bezeichnet werden können im Gegensatz zu dem in der Skolexanlage und bei der später zu besprechenden Solidifikation auftretenden inneren Muskelsystemen.

Das Parenchym lässt das von BLOCHMANN genauer beschriebene Maschenwerk mit spärlich eingestreuten Zellen erkennen. Letztere zeigen die Form multipolarer Ganglienzellen; ihre Ausläufer gehen, indem sie sich verästeln und mit einander anastomosiren, kontinuirlich in das Faserwerk der Grundsubstanz über, so dass an meinen Präparaten eine Scheidung zwischen beiderlei Bildungen nicht möglich ist. In den mittleren Theilen der Wand bilden die Fäserchen ein ziemlich gleichmäßiges Netz mit polygonalen Figuren, nach innen sind die Maschenräume mehr der Fläche nach gestreckt. Durch eine dichtere Verfilzung in den innersten Theilen stellen sie den Abschluss der Wand gegen den Hohlraum der Blase her. Eine besonders charakteristische Anordnung endlich zeigt dieses Faserwerk unter der Cuticula. Die Bälkchen treten zwischen den Längsmuskeln hindurch, und das Maschenwerk besteht nach außen von dieser Muskelschicht vorwiegend aus radiär gerichteten Zügen, die, sich verästelnd und dadurch entsprechend dichter gedrängt, die Ringmuskeln förmlich umspinnen und mit den peripheren Enden an die Cuticula herantreten.

Einzelne Zellen des Parenchyms könnten nach ihren Lagebeziehungen zu den Längsmuskeln vielleicht Myoblasten sein; doch ist hierüber keine Sicherheit zu erlangen. Sehr deutlich heben sich überall die in den verschiedensten Richtungen durchschnittenen Äste des Wassergefäßsystems mit ihren Endorganen ab.

Sehr schwierig gestaltet sich für die Blasenwand die von BLOCHMANN auf Grund seiner ausgezeichneten Untersuchungen kürzlich erörterte Epithelfrage. Eine epitheliale Zellenanordnung wie im Skolex ist sicher nicht vorhanden; die äußersten Zellen sehen ganz eben so aus, wie die Parenchymzellen, sie liegen in weiten Abständen von einander und zeigen die gleichen Beziehungen zu dem Maschenwerk der Grundsubstanz wie die tiefer gelegenen Zellen. Auf der anderen Seite ist hervorzuheben, dass diese äußeren Zellen mit ihren peripheren Ausläufern in der gleichen Beziehung zur Cuticula zu stehen scheinen, wie nach den Untersuchungen von BLOCHMANN (39) und ZERNECKE (40) sonst die Epithelzellen. Ob dies genügt, um an der Blasenwand von einem »Epithel« zu sprechen, dürfte

zweifelhaft sein. Zum Begriff: »Epithel« gehört eben doch, worauf BLOCHMANN in seinem Aufsatz merkwürdigerweise gar keine Rücksicht nimmt, eine bestimmte Zellenanordnung, und wenn man hierin auch eine große Freiheit zugestehen will, so wird man weit zerstreuten, verästelten Zellen, wie sie in unserem Falle vorliegen, doch kaum die Bezeichnung von »Epithelzellen« zuerkennen dürfen. Wollte man es aber doch thun, so besteht gar kein Grund, die tiefer gelegenen Zellen nicht auch als Epithelzellen zu bezeichnen und die ganze Blasenwand als ein mehrschichtiges Epithel aufzufassen. Jedenfalls kann die Epithelfrage bei den Cestoden nicht als völlig gelöst betrachtet werden, ehe die Verhältnisse bei den Blasenwürmern vollständig klar liegen. Im Übrigen drängt sich bei Betrachtung der beschriebenen Schnitte die Annahme geradezu auf, dass die ganze Wand der Cysticercusblase aus gleichartigen Parenchymzellen besteht, und dass die specifische Ausbildung der peripheren Zellen — ihre Beziehung zur Cuticula — lediglich eine Folge ihrer Lage ist. Da nun aus der so beschaffenen Blasenwand Skoleces hervorgehen können, so würde daraus folgen, dass auch das am Skolex auftretende Epithel nicht eine specifische Zellenart repräsentirt, die zu den inneren Bindegewebszellen in scharfem Gegensatz steht, sondern dass wir es hier eben mit epithelial angeordneten Parenchymzellen zu thun haben, wie ja auch bei den Wirbelthieren Bindegewebszellen eine epitheliale Anordnung gewinnen können.

4. Progressive Entwicklung der Finne im Zwischenwirth.

Wie bereits erwähnt, finden sich in meinem Material Cysticerken mit ausgestülptem Skolex, und zwar dürfte deren Zahl etwa 2% aller vollständig entwickelten Exemplare betragen. Es ist dies eine ungewöhnliche Erscheinung, und man könnte vielleicht annehmen, dass dieselbe erst nach dem Tode des Wirthes, sei es durch einen ungewohnten Reiz innerhalb des erkalteten und sich zersetzenden Körpers, sei es durch die Einwirkung der Konservirungsflüssigkeit, bedingt sei. Wenn ich nun auch diese Möglichkeit nicht für sämmtliche ausgestülpte Exemplare ausschließen kann, indem ein Theil derselben ganz den Eindruck macht, als könne die Umstülpung unmittelbar vor der Konservirung erfolgt sein, so verhält es sich doch bei einem anderen Theil wesentlich anders.

Es zeigt sich nämlich bei einer nicht unbeträchtlichen Anzahl der Finnen eine mehr oder weniger vorgeschrittene Umbildung, mit der, wenn auch nicht immer, eine Vorstülpung der Kopfanlage ver-

bunden ist. Die Tendenz dieser Entwicklung ist Kontraktion der Blase bis zum völligen Schwund des Hohlraumes. Die betreffenden Verhältnisse sind deutlich aus Taf. VI, Fig. 4, 6, 11, 12, 13 zu erkennen. Die Solidifikation der Blase scheint stets von der Region der Skolexanlage auszugehen und allmählich nach hinten vorzuschreiten. Der Beginn des Processes giebt sich darin zu erkennen, dass der Hohlraum der Blase, der bei den meisten Finnen nur Flüssigkeit enthält, von einem zuerst ganz spärlichen, dann immer dichteren Schwammwerk durchsetzt wird, in welchem auffallender Weise zunächst Kerne nicht nachweisbar sind. Vielleicht dürfen schon die spärlichen Faserzüge, welche die in Taf. VI, Fig. 4 dargestellte Finne im vorderen Theil durchsetzen, als erster Beginn zur Ausfüllung des Hohlraumes angesehen werden. Erst auf späteren Stadien finden sich Zellen in dem Maschenwerk zerstreut und lassen sich Muskelfasern nachweisen. Bei diesem Wucherungsprocess besitzt das Parenchym keine scharfe Begrenzung mehr gegen den noch übrig bleibenden Hohlraum, sondern es erscheint zersetzt, einzelne Faserzüge eilen im Wachsthum voraus und ragen in den Hohlraum hinein oder durchsetzen denselben vollständig (Taf. VI, Fig. 6). So wird allmählich die ganze Finne von typischem Cestodengewebe ausgefüllt (Taf. VI. Fig. 12 und 13), und es bilden sich, von vorn nach hinten fortschreitend die Systeme der »Parenchymmuskeln« (Leuckart) aus. Eine Grenze zwischen »Hals« und Schwanzanhang ist nicht mehr nachweisbar, auch in der äußeren Form nicht mehr, indem mit der Solidifikation eine sehr beträchtliche Verkleinerung der Blase Hand in Hand geht, bis ihr Querdurchmesser dem des Halses ungefähr gleichkommt. Das ganze Gebilde macht nach Struktur und Gestalt den Eindruck eines Skolex. Der Einwand, dass diese in Fig. 12 und 13 dargestellten Finnen die Schwanzblase bereits durch »Abstoßung« verloren haben könnten, wird hinreichend widerlegt einerseits durch das Vorhandensein kontinuirlicher Übergangsformen, andererseits dadurch, dass auch diese Finnen an ihrem Hinterende noch Knospen tragen können, eine Erscheinung, die, wie unten dargelegt wird, mit verschwindenden Ausnahmen auf eine bestimmte Zone im hinteren Bereich der Blase beschränkt ist.

Wie die beigegebenen Figuren lehren, ist mit der Solidifikation gewöhnlich die Umstülpung des Kopfes verbunden, so dass derselbe schon auf dem Stadium der Fig. 11, Taf. VI meist seine richtige Stellung hat. Doch besitze ich ein Präparat, wo noch auf einem

etwas späteren Stadium die Kopfanlage ungefähr das Bild der Fig. 6, Taf. VI, gewährt.

Vielleicht könnte noch die Vermuthung auftauchen, dass solche Finnen, wie sie in Fig. 12 und 13, Taf. VI abgebildet sind, gar nicht den Zustand eines echten Cysticercus mit großer, hohler Blase durchgemacht hätten, sondern direkt aus mehr oder weniger soliden Jugendzuständen hervorgegangen seien. Mein Material gestattet jedoch, diese Annahme mit aller Bestimmtheit auszuschließen; alle jugendlichen Finnen kurz vor der Kopfanlage oder während derselben sind »Blasen« mit der oben genauer beschriebenen dünnen Wand. — Die geschilderte Umwandlung kann ein gewisses Interesse dadurch in Anspruch nehmen, dass ihr Endzustand dem »plerocerken« oder »plerocerkoiden« Jugendzustand anderer Bandwürmer sehr nahe kommt. Da unsere Finne erst sekundär plerocerk wird, so kann man sie wohl kaum als eine Zwischenstufe zwischen Plerocercus und Cysticercus betrachten, indem ja die erstere Form gewiss als die ursprünglichere anzusehen ist. Gleichwohl verräth sich in der Solidifikation der Schwanzblase ein primitiver Zustand; die Blase hat, wenn ich es bildlich ausdrücken darf, noch nicht vergessen, dass sie nichts Anderes als das blasig aufgetriebene Hinterende eines Skolex ist; sie vermag sich wieder in den ursprünglichen Zustand umzubilden.

Es fragt sich, wie unsere Finne sich bei dem Übergang in den definitiven Wirth verhält. In seinem Handbuche sagt Braun (p. 173): »Alles was solche Finnen außer dem oder den Skoleces besitzen, z. B. die Mutter- oder Tochterblase, ein zwischen dieser und dem Skolex befindliches, mitunter gegliedertes Zwischenstück stirbt ab, wird verdaut, resorbirt, oder vielleicht auch ausgestoßen. Ob bei den Bothriocephalus-Finnen irgend ein Theil verloren geht, ist nicht sicher, wahrscheinlich jedoch nicht.« Gewiss wird also auch bei unserer Finne, wenn sie im Stadium der Fig. 1, Taf. VI, in den Magen des zweiten Wirthes gelangt, die Schwanzblase abgeworfen. Dagegen muss eine solche Abstoßung des Hinderendes für die plerocerkoiden Endzustände unseres Thieres wie für die Bothriocephalus-Finne als unwahrscheinlich bezeichnet werden.

5. Regressive Umbildung unserer Finne.

Bei der Durchmusterung des Materials fielen mir bald einige Exemplare auf, deren Körper durch eine oder mehrere hellere Stellen von rundlicher Form ausgezeichnet waren. Es zeigte sich bald, dass

diese durchscheinenden Partien zwar überall in der Finne vorkommen können, gewöhnlich aber am Vorderende sich befinden und dass in diesem Falle der Skolex mehr oder weniger degenerirt ist. Bei der Untersuchung auf Schnittserien ergab sich, dass jene hellen Stellen im Finnenkörper durch blasenförmige Hohlräume im Gewebe des Thieres veranlasst sind, in welchen auf einigen Schnitten noch Detritus zu finden war (Fig. 16, Taf. VII). Von diesen Degenerationsblasen aus wird also der Skolex zerstört (Fig. 17, Taf. VII). In der Umgebung des eingestülpten Skolex oder in seinem Gewebe selbst treten solche Blasen in größerer oder geringerer Anzahl auf, sie vergrößern sich in dem Maße, in welchem die Resorption des Gewebes vor sich geht, und können in einige wenige oder auch in einen einzelnen Hohlraum zusammenfließen. Ist der Skolex sammt dem ganzen Kopfzapfen geschwunden, so stellt das ganze Thier nur mehr eine einfache Blase dar mit der typischen Finnenwand, und an Stelle des Kopfzapfens liegen eine oder mehrere Degenerationsblasen. Doch sterben während dieser Vorgänge die Blasenwürmer nicht ab, was einerseits hervorgeht aus der Thatsache, dass auch diese degenerirten Cysticerken noch Knospen an dem Hinterrande der Blase erzeugen können, andererseits aus der fortdauernden Größenzunahme der Blase. Die Größenzunahme wäre nun an und für sich kein Beweis für die Lebensdauer des Thieres, denn es könnte durch Vorgänge rein physikalischer, z. B. osmotischer Natur, die Flüssigkeitsmenge im Hohlraum der Blase vermehrt und dadurch das Volumen der Blase vergrößert werden. Wenn nun die Blasenwand keines Wachsthums mehr fähig wäre, so müsste sie sich, wenn das Volumen wächst, das sie zu umspannen hat, gleich einer gedehnten Kautschukmembran verdünnen; da aber die Wand der Finne mit degenerirtem Skolex nicht verschieden ist von der Wand der intakten, so ist klar, dass die Größenzunahme jener »Acephalocysten« durch dieselben Wachsthumsvorgänge bedingt ist, wie bei den normalen Individuen. Die beschriebenen »Acephalocysten« erreichen in der Regel eine Länge von 2,6 mm und eine Breite von 4,8 mm; die größte, die ich fand, zeigte die Maße 2,99 bezw. 7,4 mm. Da ich niemals an einem ausgestülpten Skolex Degenerationsblasen gefunden habe, so scheint es, dass die Rückbildung des Skolex durch das Ausbleiben der Umstülpung bedingt ist. Wenn letztere innerhalb einer gewissen Zeit nicht erfolgt, tritt Degeneration ein. Beide Processe stehen in Wechselwirkung. Doch nicht nur am Skolex treten die Degenerationsblasen auf, sondern auch, jedoch nur in

seltenen Fällen, in der Wand der Schwanzblase, wie aus Fig. 2, 9. 10, 16 ersichtlich ist. Doch ist die Zerstörung hier geringer.

Wenn wir in der Litteratur Umschau halten nach Angaben über Degeneration bei Blasenwürmern, so finden wir die erste bei GÖZE (1). Doch entsprechen seine Beobachtungen eben so wenig, wie die von KÜCHENMEISTER (22) zusammengestellten Fälle von BREMSER und SENDLER den von mir beschriebenen Degenerationsvorgängen, da dort von dem Tode der Finnen und darauf folgender Verkalkung die Rede ist.

Der einzige beschriebene Fall, der, wie ich aus der Abbildung zu ersehen glaube, ein Gegenstück zu der erwähnten Degeneration bildet, ist der sogenannte Cysticercus pileatus, den BOJANUS (5) unter der Haut von Simia inuus in einem Exemplar ohne Hakenkranz und Sauggruben fand. R. LEUCKART (15) erklärte diese Form mit der Entartungstheorie SIEBOLD's, der er damals noch huldigte und stellte die Degeneration des Skolex auf eine Stufe mit der vermeintlichen hydropischen Entartung der Schwanzblase. Ich glaube, dass dieser Cysticercus pileatus auf dieselbe Weise entstanden ist, wie unsere skolexlosen Blasenwürmer. Wenn ich noch die Angaben von NAUNYN (23) heranziehe, der bei Echinokokken die Entwicklung von Tochterblasen durch Degeneration eines Skolex beschreibt, so ergeben sich wieder interessante Vergleichspunkte, denn auch unsere Finnen mit degenerirtem Skolex haben noch die Fähigkeit, Knospen (Tochterblasen) zu erzeugen. Übrigens ist bei unserem Cysticercus neben der blasigen Degeneration des fertigen Kopfes auch noch eine abnorme Entwicklung der jugendlichen Stadien zu beobachten. Diese kann in doppelter Weise auftreten: entweder indem gar kein Skolex angelegt wird, oder indem die Entwicklung desselben auf einer niedrigen Stufe stehen bleibt. In beiden Fällen wird die abnorme Bildung verursacht durch verfrühtes Vorstülpen des Theiles der Blasenwand, wo sich der Skolex anlegen sollte, oder bereits angelegt hatte. Die Ausstülpung, welche in der Entwicklungsgeschichte des Cysticercus mit ausgebildetem Skolex ein normales Moment bildet, geschieht zu früh; der Process, welcher normaler Weise nach der Bildung des Skolex auftreten sollte, tritt vor derselben schon ein; ein Theil der Entwicklung, nämlich die Anlage der Kopforgane, des Hakenkranzes, der Saugnäpfe etc., wird vollständig ausgelassen. So sind die Formen unter dem vorhandenen Material zu erklären, welche als einfache Blasen von ovaler Gestalt erscheinen, deren Wandung an einer als Vorderende zu bezeichnenden Stelle eine zapfenförmige, hohle Vor-

wölbung mit stark verdickter Wandung zeigt. Diese abnorme Entwicklung kann sehr früh beginnen, ich habe solche Blasen von 0,31 mm Länge und 0,52 mm Breite gefunden. Sie wachsen weiter, ohne dass sich an dem ausgezogenen Theil der Blase eine Skolexanlage bemerkbar macht. Für die Lebenskraft dieser Blasen spricht wieder die Größenzunahme und die Fähigkeit, Knospen am hinteren Ende zu erzeugen. Die durch die beschriebene abnorme Entwicklung entstandenen »Acephalocysten« können mit den durch die blasige Degeneration hervorgerufenen nicht verwechselt werden, selbst wenn sie ihnen an Körpergröße gleichkommen, denn bei den letzteren sind im Innern der Finne noch Resorptionsblasen vorhanden, während jene eine einheitliche Cysticercusblase darstellen.

6. Vermehrung der Finne durch Knospung.

Die auffallend große Zahl der in dem einen Maulwurf gefundenen Cysticerken legte zuerst den Gedanken nahe, dass eine ungemein reichliche Infektion stattgefunden habe. Ferner musste das Vorhandensein einer kontinuirlichen Serie der verschiedenen Entwicklungsstadien zu der Annahme führen, dass die Infektion durch lange Zeit ununterbrochen fortgedauert habe. Beides wäre, wenn auch unwahrscheinlich, doch nicht unmöglich. Allein es zeigte sich, wie schon mehrfach erwähnt wurde, dass unsere Finnen die Fähigkeit besitzen, durch reichliche Knospung neue Finnen aus sich hervorsprossen zu lassen, die heranwachsend offenbar wieder durch Knospung sich vermehren können. Und so wäre es sehr wohl denkbar, dass die ganze ungeheure Zahl von Finnen auf eine einmalige, nicht sehr reichliche Infektion zurückzuführen wäre und alle die verschiedenen Stadien durch Knospung aus jener entstanden wären. Schon eine flüchtige Betrachtung mit der Lupe lehrt, dass am hinteren Ende zahlreicher Finnen Blasen von verschiedener Größe anhängen, die mit der Schwanzblase in organischem Zusammenhang stehen. Eine genauere Untersuchung dieser Anhängsel ergiebt, dass sie mit den oben erwähnten jüngsten freien Finnen vollständig übereinstimmen. Überdies dokumentiren einzelne ihre Finnennatur sofort noch dadurch, dass sie, noch im Zusammenhang mit der Mutterblase, ihrerseits wieder eine Skolexanlage zeigen.

Diese Beobachtungen lassen also keinen Zweifel, dass es sich hier um einen Vermehrungsprocess handelt, der Art, dass aus der Blase einer Finne Bläschen hervorsprossen, die, früher oder später

sich loslösend, zu neuen Finnen heranwachsen und selbst wieder die Fähigkeit haben, Knospen zu erzeugen.

7. Beschreibung des Knospungsvorganges.

Die Fähigkeit, Knospen zu erzeugen, ist bei unserem Cysticercus fast auf allen Entwicklungsstufen vorhanden. Schon bei kleinen Bläschen von 0,5 mm Durchmesser, wo noch keine Spur einer Skolexanlage vorhanden war, habe ich Knospen beobachtet. Doch waren diese Fälle selten. Am reichlichsten ist die Knospenbildung bei den Finnen mit fertigem, ausgestülptem Skolex, doch auch die in progressiver und rückschreitender Umbildung begriffenen erzeugen noch Tochterblasen. Lässt man die noch unentwickelten Stadien außer Betracht, so darf man sagen, dass etwa ein Drittel aller Finnen das Phänomen der Knospenbildung aufweist.

Die Bildungsstätte der Knospen ist das hintere Ende der Blase, gerade gegenüber der Bildungsstätte des Skolex. Die Regel ist, dass nur wenige (3—8) Knospen vorhanden sind, welche auf eine kleine Stelle zusammengedrängt sind. Ein Bild dieser typischen Erscheinung giebt Fig. 5, Taf. VI. Häufig ist jedoch auch der Fall, dass der ganze hintere Abschnitt der Blasenwand von zahlreichen Knospen besetzt ist, wie Fig. 9 und 16 erläutern. Dann ist nicht selten die Knospungszone von dem übrigen Blasenkörper durch eine Ringfurche abgegrenzt (Fig. 2, Taf. VI). In ganz wenigen Fällen fand ich die Knospung so extensiv, dass keine Knospungszone abzugrenzen war, indem multiple Knospen auch am vorderen Theil der Blase hervorsprossten. Die Zahl der Knospen ist manchmal sehr groß; in einer Knospungszone habe ich bei schwacher Vergrößerung über 80 kugelige Hervorragungen von größerem oder geringerem Durchmesser gezählt. Die Trennung der Knospen von der Mutterblase geschieht durch einfache Abschnürung. Es finden sich Exemplare, die mit der mütterlichen Wand durch einen soliden gewundenen Strang zusammenhängen, während in anderen Fällen die Verbindung nur mehr durch einen ganz feinen Faden erhalten ist. Die Zeit der Trennung ist sehr verschieden: einzelne Knospen lösen sich sehr bald von der Mutterblase, andere später, wenn der Skolex der Tochterfinne, welcher an dem der Ansatzstelle gerade gegenüberliegenden Ende der Knospe angelegt wird, bereits eine höhere Stufe der Ausbildung erreicht hat. In einem Falle fand ich eine der Mutterblase noch anhängende Tochterfinne, welche einen Durchmesser von 1,17 mm hatte und einen vollständig fertigen Skolex

mit Haken und Saugnäpfen besaß. An einigen Knospen lassen sich schon wieder Enkelknospen nachweisen, während andere in jener oben beschriebenen abnormen Entwicklung begriffen sind, wobei die Stelle, an welcher der Skolex sich bilden sollte, in der beschriebenen Weise zapfenförmig vorgewölbt ist.

Bevor ich nun zur Histiologie der Knospung übergehe, möchte ich an dieser Stelle einige Monstra schildern, weil deren Entstehung mit dem Knospungsvorgang in einem gewissen Zusammenhang steht. Dreimal fand ich einen Cysticercus biceps (Fig. 8, Taf. VI). Es schienen zwei Finnen mit dem hinteren Ende ihrer Schwanzblase verwachsen zu sein. Die einfachste Erklärung dieses Gebildes ist die, dass eine einzige Knospe gebildet worden und so lange mit der Mutterfinne im Zusammenhang geblieben ist, dass sie die gleiche Ausbildung wie diese erreicht hat. Wahrscheinlich sind auch andere in der Litteratur beschriebene Fälle von Doppelfinnen, so die von Moniez (30) bekannt gemachten, in solcher Weise zu erklären. Kein Analogon finde ich in der Litteratur für die nun zu schildernden Monstrositäten, doch dürfte eine Erklärung für das Zustandekommen derselben leicht zu geben sein. In etwa 10 Fällen fand ich Konvolute von Bläschen in Traubenform in der Art, dass von einem Centrum aus nach allen Seiten viele kleinere und größere Blasen entsprossen (Fig. 3 und 10, Taf. VI). Von den größeren Knospen hängen einige durch einen gewundenen Strang oder bloß noch durch einen feinen Faden mit der Traube zusammen. Einzelne der Blasen haben Skolexanlagen auf verschiedener Stufe der Entwicklung. Bei einer dieser Trauben (Fig. 10, Taf. VI) finden sich zwei Tochterblasen, von denen jede eine Skolexanlage besitzt, seitlich mit einander verwachsen. Die Entstehung dieser Trauben ist am einfachsten so zu erklären, dass sich eine der oben beschriebenen Knospungszonen von der Mutterblase vollständig abschnürt, die Tendenz dazu ist ja vorhanden, wie ein Blick auf Fig. 2, Taf. VI lehrt. Durch die Wucherung der zahlreichen Tochterblasen wird dann die Knospungszone verdeckt, vielleicht verkleinert sie sich auch.

Das wunderlichste Gebilde, das ich fand, ist in Fig. 7, Taf. VI dargestellt. Der deutlich erkennbare, eiförmige Kopf mit den Überresten der Hakentaschen beweist, dass das Ganze ein, allerdings übel aussehender Cysticercus ist. Ein langer, vielfach gewundener, theilweise erweiterter, theilweise obliterirter Schlauch verbindet den Kopf mit einer Blase, welche an ihrem hinteren Ende zwei eingestülpte gut entwickelte Skoleces neben einander erkennen lässt.

Offenbar ist durch irgend welche unbekannte Einflüsse der Kopf und Hals des Cysticercus in der normalen Entwicklung gehemmt worden, die enorme Produktionskraft der Finne aber hat dieses Gebilde geschaffen und an dem intakten Rest der Schwanzblase gleich zwei Skoleces erzeugt.

Was nun die histiologischen Verhältnisse bei der Knospung betrifft, so habe ich darüber Folgendes ermittelt. Vor Allem fällt die starke Verdickung der Blasenwand im Bereich der Knospungszone auf (Fig. 15, Taf. VI), welche das Zwei- bis Dreifache der gewöhnlichen Dicke betragen kann. Der Übergang in die Knospungszone ist ein ganz allmählicher. Die Verdickung ist einfach durch Vermehrung der Parenchymzellen und der Grundsubstanz bedingt; Hand in Hand damit geht eine reichere Ausbildung des Wassergefäßsystems. Die Längsmuskeln sind im Bereich der Knospungszone viel zahlreicher und erscheinen zu leicht geschlängelten Bündeln mit langen, schmalen Lücken angeordnet, wie das besonders an Flächenpräparaten deutlich hervortritt. Die Ringmuskelfasern dagegen liegen wie im übrigen Bereich der Blase in einfacher Schicht unter der Cuticula. Auch die Cuticula nimmt an der Verdickung der Blasenwand innerhalb der Knospungszone Antheil.

Die auffallendste Erscheinung im Bereich der Knospungszone ist jedoch die Vermehrung des Parenchyms in der Schicht zwischen den Ring- und Längsmuskeln. Während in dem indifferenten Bereich der Blase (Fig. 14, Taf. VII) die Längsmuskeln fast direkt unter den cirkulären Fasern liegen, schiebt sich in der Knospungszone zwischen diese beiden Lagen eine sehr beträchtliche Schicht von Grundsubstanz und Parenchymfasern ein (Fig. 15, Taf. VII). Diese Verdickung ist jedoch keine gleichmäßige, sondern sie ist, wie die Längsschnitte und Flächenpräparate zeigen, in Gestalt von größeren und kleineren, breiteren und schmaleren cirkulären Leisten entwickelt, die gegen das Centrum der Knospungsregion im Allgemeinen an Höhe zunehmen. Es liegt nahe, diese Veränderung, wenigstens in ihrer ersten Entstehung, auf eine starke Kontraktion der Längsmuskeln zurückzuführen. So lange die Falten niedrig sind, findet man keine Parenchymzellen, d. h. eben keine Kerne in ihnen vor. Erst in den höheren Falten treten sie auf, und man kann deutlich konstatiren, wie sie in den Lücken zwischen den Längsmuskelfasern nach außen treten. Diese Falten oder Leisten nun bilden den Ausgangspunkt für die Knospung. Es treten aus ihnen da und dort stärkere Papillen hervor — besonders die Flächenpräparate zeigen

die Differenzirung dieser zuerst sehr unscheinbaren Papillen aus den Leisten sehr gut — jede solche Papille ist die Anlage einer Tochterblase. Sie wächst allmählich zu einem annähernd kugeligen Körperchen heran, welches durch einen relativ immer dünner werdenden Stiel mit der Mutterblase zusammenhängt. Bei diesem Wachsthum wird die Cuticula offenbar passiv gedehnt, wie aus ihrer starken Verdünnung zu entnehmen ist (Fig. 15, Taf. VII). Auch die Ringmuskelfasern vermehren sich zunächst nicht entsprechend, und so zeigen sich diese vorher dicht neben einander gelegenen Fibrillen nun weit von einander abgedrängt. Das Parenchym der jungen Knospe zeigt dieselbe Beschaffenheit wie die Wand der Mutterblase: gleichmäßig zerstreute Zellen und das polygonale Maschenwerk, dessen Fäserchen nur in dem Stiel der Knospe eine Verdichtung und eine Orientirung parallel zur Längsachse des Stieles erkennen lassen. Wassergefäßtrichter sind in den jungen Knospen, wie eine solche in Fig. 15, Taf. VII, getroffen ist, noch nicht nachweisbar. Den genauen Zeitpunkt ihres Auftretens konnte ich überhaupt nicht feststellen. Doch zeigen sie sich bereits wohl entwickelt in Knospen, welche noch völlig solid sind, und ich konnte in einem Fall mit voller Sicherheit den Zusammenhang der Wassergfäßkanäle der Knospe mit dem System der Mutterblase verfolgen. Es darf also wohl angenommen werden, dass der Exkretionsapparat der Knospe aus demjenigen der Mutterblase durch Einwucherung entsteht. Dagegen scheint ein Übergang von Längsmuskelfasern aus der Wand der Mutterblase in die Knospe nicht stattzufinden. Diese Fasern vermochte ich erst auf einem Stadium nachzuweisen, wo die Knospe anfängt hohl zu werden. Ich muss also annehmen, dass sie zu dieser Zeit neu gebildet werden. Der Übergang der soliden Knospe in die Blase geschieht einfach in der Weise, dass sich im Centrum Flüssigkeit ansammelt, wodurch das Parenchym nach außen verdrängt wird. Hier ordnet es sich nun mit den inzwischen aufgetretenen Längsmuskeln und mit dem gleichfalls peripherwärts verdrängten Wassergefäßapparat in der Weise an, dass die Wand schon bei Knospen, welche die für die kleinsten freien Blasen oben angegebene Größe erreicht haben, sich in ihrer Struktur nicht mehr von der Wand der erwachsenen Finne unterscheidet.

8. Über die ungeschlechtliche Vermehrung der Finnen im Allgemeinen.

Die Durchsicht der hauptsächlichsten Parasitenwerke bei Beginn dieser Arbeit hatte vermuthen lassen, dass die vorstehend beschrie-

bene Vermehrung eines Cysticercus durch nach außen hervorsprossende Knospen bisher noch nicht beobachtet worden sei. Dies stellte sich jedoch bei genauerem Studium der Litteratur als ein Irrthum heraus. Schon BREMSER (2) hat eine diesbezügliche Beobachtung gemacht. In der Brusthöhle der Feldmaus fand er zweimal freischwimmende Blasenwürmer (Cysticercus longicollis), unter denen er auch sein bereits erwähntes Monstrum biceps entdeckte. An mehreren der Cysticerken sah er an der Schwanzblase einen, öfter noch zwei, seltener drei junge Blasenschwänze heraushängen. Er deutete diese Erscheinung bereits als Knospung, als eine Art »Fortpflanzung gleichsam durch Ableger«. Auch hat er in seinen »Icones helminthum« Abbildungen solcher Cysticerken gegeben. Der zweite hierher gehörige Fall ist von HAUSMANN gefunden und von BENDZ (7) beschrieben worden. Die Finnen, um die es sich dabei handelt, sind wohl ohne Zweifel mit den von mir beschriebenen identisch. Wie diese wurden auch die von BENDZ bearbeiteten unter der Haut einer wassersüchtigen Talpa europaea in Menge gefunden. BENDZ fand die kleinen Bläschen immer an dem der Skolexanlage gegenüberliegenden Theil der Blase, sie waren in verschiedenen Größen vorhanden, einzelne hingen nur noch vermittels eines dünnen Stieles mit der Mutterblase zusammen. Auch BENDZ betrachtete die Erscheinung als einen Modus, durch den sich der Blasenwurm vermehrt. Andere Fälle dieser Art sind mir aus der Litteratur nicht bekannt geworden.

Es dürfte nun von einem gewissen Interesse sein, die übrigen bekannten Modi, durch welche aus einer zunächst einfachen Finnenblase zahlreiche Skoleces sich ableiten, kurz zu betrachten und mit unserem Fall in Vergleich zu setzen.

Bei gewissen Cysticerken scheint eine ungeschlechtliche Vermehrung in der Weise stattzufinden, dass von der Wand aus Tochterblasen ins Innere des Hohlraumes sich durch Knospung entwickeln. Wenn auch die Angabe von GÖZE (1), der in der Schwanzblase eines Cysticercus fasciolaris eine Tochterfinne beobachtet haben will, als zweifelhaft bezeichnet werden muss, so bürgt für diese Art von Fortpflanzung doch die Mittheilung LEUCKART's (14), dass der Cysticercus tenuicollis durch innere Knospung Tochterblasen erzeugt, so dass man in einer Schwanzblase mitunter eine große Anzahl kleiner Bläschen findet. Auch TSCHUDI's (6) Beobachtung, dass bei Cysticercus pisiformis in einer »Blase« eine große Menge kleinerer Blasen mit mehr oder weniger ausgebildeten Skoleces gefunden wurden, dürfte vielleicht für die Möglichkeit einer inneren Knospung

sprechen; allein, wie schon LEUCKART (10) hervorgehoben hat, ist aus TSCHUDI's Darstellung nicht mit Sicherheit zu entnehmen, ob er wirklich die Schwanzblase eines Cysticercus, oder die Bindegewebscyste des Wirthes vor sich hatte, so dass auf seine Angabe kein Gewicht gelegt werden kann.

Jedenfalls geht aus den mitgetheilten Beobachtungen hervor, dass von der als Cysticercus bezeichneten Finnenform, dadurch, dass die Blase durch äußere oder innere Knospung Tochterblasen hervorbringt, die ihrerseits wieder je einen Skolex bilden, zahlreiche Bandwürmer abstammen können, während es früher als Hauptcharakteristikum für Cysticercus galt, dass er nur einen Skolex und also nur einen Kettenwurm liefere. Dadurch wird der Gegensatz, der zwischen Cysticercus einerseits und Coenurus und Echinococcus andererseits bestand, wesentlich vermindert, und dies ist noch mehr der Fall, wenn man weiterhin den Polymorphismus in Betracht zieht, der sich für die beiden letztgenannten Finnenformen allmählich herausgestellt hat.

Für Coenurus wurde ursprünglich als wesentlich erachtet die Entwicklung zahlreicher Skoleces, die zu Gruppen vereinigt in den Blasenwurm hineinhängen. Seither ergaben sich von diesem Typus nach verschiedener Richtung Abweichungen. So hat bereits 1847 GERVAIS einen Coenurus serialis beschrieben, der, wie ich aus REINITZ (31) entnehme, nach der genauen Beschreibung BAILLET's charakterisirt ist einerseits durch die reihenweise Anordnung des Skolex an der Innenwand der Blase, andererseits durch die Erzeugung von fertilen Tochterblasen, die sowohl an der inneren als an der äußeren Seite der Blasenwand sprossen und eben so Skoleces produciren wie die Mutterblase. REINITZ beschreibt selbst noch einige Fälle von Coenurus serialis Gervais in Übereinstimmung mit den Angaben BAILLET's und führt noch mehrere, theils mit den seinigen übereinstimmende, theils mehr oder minder abweichende Fälle aus der Litteratur an, bezüglich deren ich jedoch auf seine Abhandlung verweise, da uns hier die Einzelheiten derselben nicht interessiren.

Über eine andere Form berichtet BENDZ. Er beobachtete eine Multiplikation bei Coenurus cerebralis des Schafes, durch Abschnürung einzelner Theile der Mutterblase. Die Tochterblasen können sich vollständig trennen und liegen frei neben der Mutterblase. Unvollständige Abschnürung einzelner Theile der Blase bei Coenurus beobachtete MÉGNIN (29). Der französische Forscher hat einen

Blasenwurm aus der Schenkelmuskulatur von Dipus beschrieben und Coenurus polytuberculosus genannt. Dieser hatte eine unregelmäßig verzweigte Gestalt, bedingt durch herzförmige Abschnürungen von der Hauptblase. Das Lumen der Hauptblase setzte sich fort in die Abschnürungen, auf deren Innenfläche mehrere Skoleces mit vier Saugnäpfen und doppeltem Hakenkranz saßen.

Die außerordentliche Vielförmigkeit, welche für Echinococcus beschrieben worden ist, dürfte sich auf eine verschiedene Kombination zweier Vorgänge zurückführen lassen, einerseits die Bildung der sogenannten Brutkapseln, andererseits die Erzeugung von Tochterblasen. Das Specifische der Echinococcusfinne wäre darin zu sehen, dass weder sie selbst, noch die von ihr abstammenden Tochterblasen jemals direkt einen Skolex erzeugen, sondern erst durch Vermittelung der aus dem Parenchym nach innen vorsprossenden Brutkapseln, welche offenbar nicht mit den nach innen kospenden Tochterblasen identificirt werden dürfen, sondern als besondere Bildungen anzusehen sind. Dies zeigt einmal ihre Struktur und Entstehung, andererseits ihre Produktionskraft. Die Tochterblasen des Echinococcus, mögen sie nach innen oder außen sprossen, besitzen stets eine Cuticula und entstehen aus Parenchymgewebe, welches sich zwischen die einzelnen Schichten der Cuticula eingesprengt findet[1]. Wie die ursprüngliche Blase selbst, können auch sie entweder abermals neue Tochterblasen auf dem gleichen Weg erzeugen, oder sie können Brutkapseln bilden. — Die Brutkapseln bestehen nur aus Parenchym, sie stellen wahrscheinlich eine besondere Differenzirung der inneren Parenchymschichten dar, sie vermögen nicht neue Blasen zu erzeugen, sondern ihre einzige Funktion ist die Bildung von Skoleces. Nach den Angaben der Litteratur können diese Skoleces sowohl nach außen, wie nach innen sprossen, woraus hervorgeht, dass ihre Wand andere Eigenschaften besitzt als die gewöhnliche Finnenwand, welche eine differente Innen- und Außenseite besitzt und demgemäß Skoleces nur nach einer Richtung entwickeln kann. Diese Doppelseitigkeit der Wand der Brutkapseln ist in so fern interessant, als sie von einer ganz anderen Seite her die oben bei der Analyse des Finnengewebes aufgestellte Vermuthung stützt, dass die ganze zellige Blasenwand aus essentiell gleichartigen Elementen besteht.

---

[1] Der oben referirte LEUCKART'sche Fall einer inneren Knospung von Tochterblasen bei Cysticercus pisiformis ist wohl in ähnlicher Weise zu erklären.

Sehen wir nun von dieser Einrichtung besonderer Brutkapseln ab, welche, wie gesagt, als etwas dem Echinococcus Specifisches angesehen werden müssen, und die, um in ihrer morphologischen Bedeutung völlig klar zu werden, noch einer genaueren Untersuchung bedürfen, so dürften alle aufgeführten Modi von ungeschlechtlicher Vermehrung im Finnenstadium sich als untergeordnete Modifikationen eines gleichartigen Bildungstriebes darstellen. Alle zielen darauf ab, dass aus einem Bandwurm-Ei zahlreiche Bandwürmer hervorgehen; allen ist gemeinsam, dass ein Stück der ursprünglichen Schwanzblase, deren primäre Bedeutung offenbar die ist, eine Schutzhülle für die Kopfanlage zu bilden, die Fähigkeit gewinnt, neue Skoleces zu erzeugen. Dieser Process ist entweder in der Weise realisirt, dass ein Theil der Blasenwand zuerst zu einer neuen Blase auswächst, die, sich abschnürend, wieder einen neuen Skolex hervorbringt, oder es entstehen die neuen Skoleces in unvollständig abgeschnürten Divertikeln der Mutterblase (Coenurus polytuberculosus), oder einfach direkt an der stark vergrößerten primären Blase. Dieser letztere Modus kann dann wieder mit der Abschnürung von Blasen kombinirt sein. Ob ein phylogenetischer Zusammenhang zwischen diesen verschiedenen Modifikationen besteht, dürfte schwer zu entscheiden sein; sollte aber ein solcher angenommen werden, so halte ich es für das Wahrscheinlichste, dass die Entstehung wirklicher Tochterfinnen als Knospen an einer Mutterfinne den ursprünglichsten Modus darstellt.

9. Identität unserer Finne.

Die Frage nach dem Namen und nach der systematischen Stellung unseres Parasiten gliedert sich in zwei Unterabtheilungen, nämlich 1) gehören die verschiedenen geschilderten Formen einer einzigen Species an, oder ist etwa eine Mischinfektion vorauszusetzen, 2) ist unser Cysticercus mit einer der in der Litteratur bereits beschriebenen Formen identisch oder ist er als Vertreter einer neuen Species anzusehen? Bei der Entscheidung der ersten Frage kommen natürlich hauptsächlich die ausgebildeten Cysticerken mit vollständig entwickeltem Skolex in Betracht. Das Hauptkriterium geben die Zahl und Gestalt der Haken ab. In diesen beiden Richtungen herrscht nun völlige Übereinstimmung zwischen den Exemplaren mit eingestülptem und denen mit ausgestülptem Skolex. Es gelang mir in einigen Fällen, in denen der eingestülpte Kopf seine Vorderfläche gegen die Seitenwand der Blase gekehrt hatte, Zahl

und Gestalt der Haken genau festzustellen. Dazu kommt, dass von den Formen mit eingestülptem Skolex ausgehend, alle Stadien der Umstülpung bis zur Vollendung derselben beobachtet werden können. Unter den Exemplaren mit ausgestülptem Skolex finden sich allerdings mehrere, welche die Haken, die, wie es scheint, leicht ausfallen, vollständig verloren haben. Doch kann man immer noch die Hakentaschen am Rostellum erkennen, auch stimmt der ganze übrige Habitus dieser Blasenwürmer mit dem der intakten so gut überein, dass kein Zweifel an der Identität der einzelnen Cysticerken bestehen kann. Eben so wenig ist ein Grund vorhanden, die noch in der Entwicklung begriffenen Blasen oder die bereits blasig degenerirten Formen einer anderen Species zuzurechnen, da ja alle Übergangsstadien vorhanden sind sowohl von den skolexlosen Bläschen zu den ausgebildeten Finnen, als auch von diesen durch die einzelnen Stadien der Rückbildung des Skolex bis zu den »Acephalocysten«. Es steht also fest, dass wir es mit einer einzigen Species zu thun haben.

Ist nun diese Species identisch mit einer der in der Litteratur beschriebenen Formen? Bei der Beantwortung dieser Frage kommt als Hauptkriterium die morphologische Beschaffenheit des Blasenwurmes und nach LEUCKART vor Allem Zahl, Größe und Gestalt der Haken in Betracht, in zweiter Linie das Phänomen der Knospenbildung und schließlich der Wirth des Parasiten. Nach v. LINSTOW (28) kommen an Cysticerken im Maulwurf (Talpa europaea) vor: 1) Cyst. longicollis Rud. und 2) Cyst. talpae Rud.

Da der von BENDZ beschriebene, oben erwähnte Fall von knospenden Cysticerken aus einem wassersüchtigen Maulwurf mit unserem Falle die allergrößte Ähnlichkeit hat, ist natürlich die allerwahrscheinlichste Annahme die, dass unsere Finne dieselbe Species repräsentirt, wie die von BENDZ untersuchte. BENDZ selbst hat seinen Cysticercus als Cysticercus talpae bezeichnet, indem er glaubte, die von RUDOLPHI mit diesem Namen belegte und unter den »Species dubiae« angeführte Finne vor sich zu haben. Nun hat aber KRABBE, wie ich aus BRONN's (38) Klassen und Ordnungen, aus LEUCKART's (13) Bericht in TROSCHEL's Archiv und aus MONIEZ (30) ersehe, auf das bestimmteste nachgewiesen, dass der Cyst. talpae Bendz mit Cyst. longicollis Rud. identisch ist und dass er den Jugendzustand der Taenia crassiceps darstellt, was für Cyst. longicollis schon LEUCKART unzweifelhaft nachgewiesen hatte. Der Name Cyst. talpae Bendz hat also keine Berechtigung in der Litteratur.

Nun zu Cyst. talpae Rud.! RUDOLPHI hat, was auch MONIEZ mit Recht tadelt, sich damit begnügt, einen Blasenwurm aus dem Maulwurf, den er aber nicht einmal gesehen hat, mit Cyst. talpae zu bezeichnen und unter die Species dubiae zu stellen. Es kann nicht Wunder nehmen, wenn im Laufe der Zeit von den Autoren die verschiedensten Angaben über diesen ungenügend beschriebenen Cysticercus gemacht wurden. In seiner Monographie spricht LEUCKART (16) die Vermuthung aus, dass der Cyst. talpae vielleicht der Taenia polyacantha des Fuchses zugehöre; KÜCHENMEISTER (21) bestreitet jedoch diese Meinung und behauptet die Identität von Cyst. talpae und Cyst. innominatus Hypudaei, welchen er bei Feldmäusen und Maulwürfen gefunden hatte; LEUCKART pflichtet dem später bei und beide Gelehrten stimmen darin überein, dass der Cyst. talpae zur Taenia intermedia des Iltisses gehöre.

Es war also meine Aufgabe, festzustellen, ob meine Finne den genannten Tänien zugehören könne. Als Grundlage dienten mir dabei die trefflichen Beschreibungen der einzelnen Bandwürmer und die genauen Abbildungen ihrer Haken, die LEUCKART in seiner mehrfach erwähnten Monographie gegeben hat. Das Resultat der eingehenden Vergleichung der Haken unseres Blasenwurmes nach Zahl, Größe und Gestalt mit den Haken der Taenia polyacantha, der T. tenuicollis und der T. intermedia ist die Gewissheit, dass unser Cysticercus zu keinem der genannten Bandwürmer gehört. Wenn nun einer derselben aus dem Cyst. talpae Rud. hervorgeht, so ist klar, dass unser Cysticercus mit jenem nicht identisch sein kann. Auch bei den übrigen allenfalls zu berücksichtigenden Tänien und Cysticerken habe ich, so weit Beschreibungen vorhanden und mir zugänglich sind, die Verhältnisse speciell der Haken geprüft, aber nirgends eine Übereinstimmung mit unserem Blasenwurm gefunden.

Nach diesem negativen Resultat schien es nun ganz sicher, dass unsere Finne, wie diejenige von BENDZ (HAUSMANN) mit dem Cysticercus longicollis identisch sein müsse. Doch abgesehen von den mehrfach hervorgehobenen gemeinschaftlichen Momenten ergab sich bei der genaueren Vergleichung unserer Finne mit Cysticercus longicollis eine Reihe von Thatsachen, welche die Identificirung beider nicht ohne Weiteres zulassen. Die Größe des Cysticercus longicollis wird von allen Autoren etwas höher angegeben, als wir an unserem Cysticercus gefunden haben. Was die Haken anlangt, so hat LEUCKART in seiner Monographie die Zahl, Größe und Form

der Haken, der zum Cysticercus longicollis gehörigen Taenia crassiceps angegeben; diese Tänie hat 16—17 Paare Haken, während unser Blasenwurm nur 12, seltener 14 Paare trägt. Auch die Form der Haken ist verschieden, wie ein Blick auf LEUCKART's Abbildungen und meine Zeichnungen lehrt. Schließlich wurde es mir noch möglich, Exemplare von Cyst. longicollis, aus BREMSER's Fund stammend, mit unserem Blasenwurm zu vergleichen. Durch die gütige Vermittelung des Herrn Prof. BOVERI stellte mir das Direktorium des Wiener Museums einige Exemplare zur Verfügung, wofür ich öffentlich den gebührenden Dank abstatte. Die Finnen des Wiener Museums sind etwas größer als die unsrigen, auf gleicher Entwicklungsstufe stehenden. Die Haken sind kleiner und schlanker und ihre Anzahl ist größer als bei unserer Finne. Von zwei genauer untersuchten Exemplaren zählte das eine 32, das andere 38 Haken.

Ob es nun gerechtfertigt ist, auf Grund dieser Differenzen unsere Finne als eine neue Species anzusehen, dürfte zu bezweifeln sein. Es würde dies zwar der gewöhnlichen Praxis entsprechen, nach welcher der Zahl, Form und Größe der Haken ein so großes Gewicht beigemessen wird. Allein es ist sehr wohl möglich, dass in diesen Verhältnissen bei einer und derselben Species eine viel größere Variabilität besteht, als wir gegenwärtig wissen. Ich selbst möchte einstweilen dem Phänomen der Knospenbildung sowie dem Wohnort eine größere Bedeutung zuerkennen als den namhaft gemachten Unterschieden und glaube, dass wir es in unserem Falle mit einer Varietät des Cysticercus longicollis Rud. zu thun haben.

Nachschrift. Nachdem die vorliegende Schrift bereits abgeschlossen und von der medicinischen Fakultät der Universität Würzburg als Inaugural-Dissertation angenommen war (Juli 1896), hat BRAUN (41) in mehreren Mittheilungen über einen knospenden Cysticercus berichtet. Der Fall stimmt, so weit ich es beurtheilen kann, aufs vollkommenste mit dem meinigen überein. Da BRAUN seine Finne als Cysticercus longicollis bestimmen konnte, wird dadurch die oben ausgesprochene Vermuthung, dass auch unser Cysticercus zu dieser Species gehört, noch wahrscheinlicher.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. BOVERI, für die Überlassung des werthvollen Materials und für die gütige Unterstützung bei der Arbeit den gebührenden Dank abzustatten.

Würzburg, im Juni 1897.

Litteraturverzeichnis.

1. Göze, Versuch einer Naturgeschichte der Eingeweidewürmer thierischer Körper. Blankenburg 1782.
2. Bremser, Über lebende Würmer im lebenden Menschen. Wien 1819.
3. Derselbe, Icones helminthum 1824.
4. Rudolphi, Entozoorum synopsis. Berlin 1819.
5. Bojanus, in Oken's Isis 1821. p. 163.
6. Tschudi, Die Blasenwürmer. 1837.
7. Bendz, in Oken's Isis 1844. p. 813.
8. Dujardin, Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux. Paris 1845.
9. v. Siebold, Über den Generationswechsel der Cestoden. in: Diese Zeitschr. 1850. Bd. II. p. 226.
10. Rud. Leuckart, Beobachtungen und Reflexionen über die Naturgeschichte der Blasenwürmer. in: Troschel's Archiv 1848.
11. Derselbe, Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere. Ibid. 1857.
12. Derselbe, Bericht etc. Ibid. 1859.
13. Derselbe, Bericht etc. Ibid. 1864.
14. Derselbe, Bericht etc. Ibid. 1865.
15. Derselbe, Parasitismus und Parasiten. in: Archiv für physiol. Heilkunde. 11. Jahrg. 1852.
16. Derselbe, Die Blasenwürmer und ihre Entwicklung. Gießen 1856.
17. Derselbe, Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten. 1. Aufl. 1863. 2. Aufl. 1879—1886.
18. Diesing, Systema Helminthum. Wien 1850.
19. Derselbe, Revision der Cephalocotyleen. Abth. Cyclocotyleen. in: Sitzungsbericht der kaiserl. Akademie. Bd. XLIX. 1864.
20. Küchenmeister, Über Cestoden im Allgemeinen und die des Menschen insbesondere. Zittau 1853.
21. Derselbe, Amtlicher Bericht über die 32. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Wien im Sept. 1856. Wien 1858.
22. Derselbe, Quellenstudien über die Geschichte der Cestoden. im: Deutschen Archiv für Gesch. d. Med. u. med. Geographie. Bd. III. 1880.
23. Naunyn, Entwicklung des Echinococcus. im: Archiv für Anatomie, Physiologie etc. von Reichert u. Du Bois-Reymond. Jahrg. 1862.
24. Krabbe, 1863; siehe Bronn's Klassen u. Ordn. von Prof. Braun. Bd. IV. 1894. p. 1026.
25. Rasmusen, 1866; siehe ibid. p. 1032.
26. Friedreich, Über multilokulären Leberechinococcus. in: Virchow's Archiv. Bd. XXXIII. 1865.
27. Prougeansky, Über multilokuläre ulcerirende Echinococcusgeschwulst in der Leber. Dissertation. Zürich 1873.
28. v. Linstow, Compendium der Helminthologie. Hannover 1878.
29. Mégnin, Sur une nouvelle forme de ver vésiculaire trouvée chez une Gerboise. in: Comptes rendus Ac. sc. Paris. T. LXXXIX. 1879. p. 1045.

30. Moniez, Essai monographique sur les Cysticerques. in: Travaux de l'institut zoologique de Lille. Tome III. Fascicule I. Paris 1880.
31. Reinitz, Mittheilungen über einen bisher noch wenig bekannten Blasenwurm. Dissertation. Dorpat 1885.
32. Vierordt, Abhandlung über den multilokulären Echinococcus. Freiburg i. B. 1886.
33. Morrot, Quelques considérations sur la dégénérescence des Cysticerques ladriques du porc. (Journ. méd. vétérin. et Zootechnie 1890.) Referat im Centralblatt f. Bakt. u. Parasitenkunde. Bd. IX. 239.
34. Guillebeau, Helminthologische Beiträge. in: Virchow's Archiv. Bd. CXIX. 1890. p. 116.
35. Vogel, Über Bau und Entwicklung des Cysticercus fasciolaris Rud. Dissertation. Erlangen 1888.
36. Lüpke, Zweiköpfiger Cysticercus fasciolaris. im: Repert. der Thierheilkunde. 53. Jahrg. Heft 9. Stuttgart 1892. p. 271. Referat bei Braun (siehe 38) p. 1124 u. 1173.
37. Braun, Die thierischen Parasiten des Menschen. Würzburg 1895.
38. Derselbe, Bronn's Klassen u. Ordnungen. Bd. IV. 1895.
39. Blochmann, Die Epithelfrage bei Cestoden u. Trematoden. Hamburg 1896.
40. Zernecke, Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. Jena 1895.
41. Braun, Mittheilungen über einen proliferirenden Cysticercus etc. in: Zool. Anz. Bd. XIX, Nr. 514 u. Bd. XX, Nr. 521, sowie im Centralblatt für Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskrankheiten. Bd. XX. Nr. 16/17.

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

h, Haken; *r*, Rostellum; *sn*, Saugnapf; *sbl*, Schwanzblase; *sc*, Skolex oder Anlage desselben; *k*, Knospen; *dbl*, Degenerationsblasen; *bh*, Hohlraum der Blase; *kz*, Knospungszone; *c*, Cuticula; *lm*, Längsmuskeln; *rm*, Ringmuskeln; *im*, innere Muskelsysteme; *kp*, Körperparenchym; *pz*, Parenchymzellen; *wg*, Wassergefäßkanäle; *wtr*, Wimpertrichter.

Tafel VI.

Fig. 1. Ausgestülpter normaler Cysticercus. *u*, Falte zwischen Hals und Schwanzblase. Vergr. 32.

Fig. 2. Cysticercus mit eingestülptem Skolex und abgegrenzter Knospungszone (*kz*). Vergr. 32.

Fig. 3 u. 10. Monstrositäten. Vergr. 32.

Fig. 4, 6, 11, 12 u. 13 stellen Längsschnitte durch Cysticerken dar, welche die verschiedenen Stadien der Obliteration der Schwanzblase veranschaulichen. In der Reihenfolge 6, 4, 12, 11, 13 geben diese Figuren ein Bild von der allmählichen Umstülpung des Kopfzapfens. Fig. 11 zeigt einen Schnitt, auf welchem keine Saugnäpfe und Haken getroffen sind. Vergr. 32.

Fig. 5. Hintertheil einer Schwanzblase mit typischer Knospung. Vergr. 45.

Fig. 7. Abnormer Cysticercus mit zwei Skolices an einer Blase. *ht*, Hakentaschen. Vergr. etwa 12.

Fig. 8. Monstrum biceps. Vergr. 32.

Fig. 9. Cysticercus mit eingestülptem Skolex, reichlicher Knospenbildung und Degenerationsblasen. Vergr. 32.

Tafel VII.

Fig. 14. Längsschnitt durch die normale Blasenwand eines ausgebildeten Cysticercus. Vergr. etwa 400.

Fig. 15. Längsschnitt durch eine Knospungszone. Vergr. etwa 400.

Fig. 16. Längsschnitt durch eine Knospungszone. Degenerationsblasen mit Detritus. Vergr. 80.

Fig. 17. Längsschnitt durch das Vorderende eines Cysticercus mit degenerirtem Skolex. *sc*, Rest des Skolex. Vergr. 32.

Fig. 18 *a* u. *b* große, *c* u. *d* kleine Haken von der Seite. *s*, Sichel; *zf*, Zahnfortsatz; *wf*, Wurzelfortsatz. Fig. 18 *e*, Haken von oben gesehen. *bf*, Basalfläche des Zahnfortsatzes. Vergr. 330.

Beiträge zur Kenntnis des in Sticholonche zanclea und Acanthometridenarten vorkommenden Parasiten

(Spiralkörper Fol, Amoebophrya Köppen).

Von

Dr. A. Borgert,

Assistent am zoolog. und vergl.-anatom. Institut der Universität Bonn.

Mit Tafel VIII.

Als ich mich im Frühjahr 1895 zum Zwecke verschiedenartiger Untersuchungen an der Zoologischen Station in Neapel aufhielt, fand ich Gelegenheit, mich unter Anderem auch mit dem merkwürdigen Parasiten zu beschäftigen, der in *Sticholonche zanclea* und verschiedenen Acanthometridenarten angetroffen wird.

Wie mir Herr Dr. Lo Bianco mittheilte, war ihm unter den Organismen des Golfes die *Sticholonche* früher nicht zu Gesicht gekommen[1]. Im Jahre 1895 war nun diese Form von Anfang Februar bis in den Mai hinein in wechselnder, bisweilen sogar recht bedeutender, Menge im Auftrieb vorhanden, allein es gelangten weder im Anfang noch am Schluss der Periode ihres Auftretens Exemplare mit Parasiten zur Beobachtung. Das erste derartige Individuum wurde am 10. März gefunden. Von da an bis zum Ende des Monats sah ich solche Fälle dann noch in großer Zahl. Im April und Mai fand ich bei *Sticholonche* keine Parasiten mehr vor, dagegen wurden nun wiederholt Acanthometriden beobachtet, welche einen ganz ähnlichen Organismus beherbergten.

Im folgenden Jahre konnte ich an der Neapler Station meine Resultate noch in einigen Punkten ergänzen. Dieses Mal wurden bereits in der letzten Hälfte des Januar Sticholonchen, und unter

---

[1] *Sticholonche zanclea* wurde von R. Hertwig bei Messina entdeckt und später von Fol und Anderen auch bei Villafranca gefunden.

ihnen auch solche mit Parasiten gefangen[1]. Auch jetzt zeigte es sich wieder, dass nach Verlauf einiger Zeit, und zwar schon gegen Ende des Februar, die Parasiten bei *Sticholonche* immer seltener wurden und im Anfang des März gänzlich verschwanden, während bei den in Betracht kommenden Acanthometridenspecies um diese Zeit etwa die ersten Parasiten enthaltenden Exemplare zur Beobachtung gelangten.

Erwähnen will ich auch noch, dass es fast stets der in geringer Tiefe (ca. 20 m) gefischte Auftrieb war, der die meisten Sticholonchen enthielt. In dem unmittelbar an der Meeresoberfläche gesammelten Material fand ich bisweilen nicht ein einziges Exemplar, selbst wenn solche in tieferen Fängen vom gleichen Orte in Menge vorgefunden wurden.

Wegen anderer Untersuchungen, die meine Zeit stark in Anspruch nahmen, sowie wegen der Schwierigkeit, mit welcher die Erforschung der Organisations- und Lebensverhältnisse des Parasiten verknüpft ist, ist es mir leider nicht gelungen, in allen sich darbietenden Fragen Klarheit zu schaffen. Wenn ich dennoch nicht davon abstehe, meine Beobachtungen zu veröffentlichen, so thue ich dies einerseits desswegen, weil ich nicht weiß, ob ich die begonnenen Untersuchungen einmal werde wieder aufnehmen können, andererseits, weil bei der Unvollkommenheit unserer Kenntnisse über die in Rede stehende Thierform jeder Beitrag erwünscht sein wird.

Die Litteratur über unseren Parasiten ist wenig umfangreich. Zuerst wurde er 1879 von R. Hertwig (18) bei gewissen Acanthometridenarten gefunden. Ein Austreten des Thieres aus seinem Wirthe wurde jedoch nicht beobachtet, und so hielt Hertwig den dem Kerne dicht anliegenden Organismus irrthümlich für einen Theil des letzteren[2]. Vier Jahre später wurde das Vorkommen eines ganz ähnlichen Gebildes bei *Sticholonche* durch Fol (7) konstatirt. Ihm verdanken wir die beste Beschreibung dieser interessanten Thierform. Da indessen Fol über die Natur des mit Cilien besetzten Körpers, den er frei werden und mit großer Geschwindigkeit sich

---

[1] Nach einer mündlichen Mittheilung von Herrn Dr. Apstein befanden sich schon Ende December 1895 Sticholonchen im Auftrieb.

[2] Diese Auffassung Hertwig's, auf die ich später noch einmal zurückkommen werde, ist in Bütschli's Bearbeitung der Protozoen in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs (5, p. 424—428) übergegangen und wird auch von Haeckel (14, p. 6) getheilt.

durch das Wasser bewegen sah, nicht klar werden konnte, so bezeichnete er ihn mit dem indifferenten Namen »Spiralkörper«. Er zieht dabei in Betracht, dass es sich möglicherweise um einen Fall von Parasitismus, wahrscheinlicher jedoch um den Austritt eines Fortpflanzungskörpers des Wirthsthieres, einer Art von Spermatophore, handle. Eben so ist es FOL's Verdienst, als Erster auf die nahen Beziehungen zwischen den in Acanthometriden und *Sticholonche zanclea* sich findenden Bildungen hingewiesen zu haben. Nach FOL haben noch 1891 KOROTNEFF (27) und später, 1894, KÖPPEN (26) den Spiralkörper zum Gegenstand ihrer Untersuchungen gemacht. Beide stimmen darin überein, dass sie den austretenden Körper für einen Parasiten halten. Während jedoch KOROTNEFF ihn als einen den Orthonectiden sehr nahe stehenden Organismus in Anspruch nimmt, verweist KÖPPEN ihn unter die Suctorien und giebt ihm den Namen *Amoebophrya*. Er unterscheidet zwei Arten dieser Gattung: *A. sticholonchae* und *A. acanthometrae*.

Ich will gleich hier erwähnen, dass ich die Ansicht von der parasitären Natur des Spiralkörpers vollkommen theile. Ehe ich jedoch näher auf meine eigenen Beobachtungen eingehe, möge es mir gestattet sein, mit einigen Worten die Methode der Untersuchung zu schildern.

Wie es der Gegenstand erforderte, wurde sowohl lebendes als auch konservirtes Material untersucht. Um den Parasiten zum Austreten zu veranlassen, genügt es, das betreffende Wirthsthier mit einem nur geringen Wasserquantum auf einen Objektträger zu bringen. Bei Gebrauch etwas größerer Wassermengen wird man stets längere Zeit auf den gewünschten Augenblick zu warten haben. Die Zunahme des Salzgehaltes, vielleicht auch die der Temperatur, wirkt augenscheinlich als Reiz. Lässt dennoch das Freiwerden des Parasiten zu lange auf sich warten, so gelingt es auch wohl gelegentlich, dasselbe durch vorsichtiges Auflegen eines Deckglases mit Wachsfüßchen zu erzwingen.

Unter den angewandten Fixirungsflüssigkeiten lieferten koncentrirte Sublimatlösung, ein Gemisch aus Sublimatlösung und Eisessig im Verhältnis 5:1 und FLEMMING'sche Chromosmiumessigsäure die besten Resultate. Bis auf eine Anzahl von Exemplaren, die zur Herstellung von Totalpräparaten Verwendung fanden, wurden sämmtliche konservirten Individuen einzeln in Schnitte zerlegt[1].

[1] Von den früheren Untersuchern war die Schnittmethode auf dieses Objekt noch nicht angewandt worden.

Bei der Einbettung in Paraffin, die bei so kleinen Objekten ihre Schwierigkeiten zu haben pflegt, schlug ich folgenden einfachen Weg ein: Nachdem die Thiere mit KLEINENBERG'schem Hämatoxylin vorgefärbt waren, und die verschiedenen Alkoholgrade durchlaufen hatten, wurden dieselben in Benzol überführt. Als Einbettungsgefäß benutzte ich ein Uhrschälchen. Dieses wurde zunächst mit geschmolzenem Paraffin gefüllt, wobei zu beachten ist, dass letzteres möglichst frei von Verunreinigungen sein muss, da durch etwa vorhandene Staubtheilchen etc. das Wiederauffinden der minimalen Objekte bedeutend erschwert wird. War das Paraffin im Schälchen erstarrt, so wurde in der Mitte ein kleines, bis auf den Boden des Gefäßes führendes Loch gemacht. In die Höhlung wurden die zu schneidenden Thiere mit einigen Tröpfchen Benzol gebracht und das Schälchen dem Einschmelzofen übergeben. Schon nach kurzer Zeit sind die kleinen Objekte mit Paraffin durchtränkt, und die eingetragenen Benzolmengen so vollkommen verdunstet, dass mit dem Schneiden begonnen werden kann. Das Wiederauffinden der eingebetteten Thiere mittels Lupe oder Mikroskop bereitet keine Schwierigkeit, da dieselben sich nahe dem Boden des Uhrschälchens ansammeln. Bei längerem Belassen in kaltem Wasser löst sich, vorausgesetzt, dass die innere Fläche des Glases sauber und glatt war, die Paraffinschicht selbständig von der Wandung los oder kann doch mit leichter Mühe von ihr getrennt werden[1].

Die Schnitte wurden mit destillirtem Wasser aufgeklebt. Nachträgliche Färbung der Schnitte mit Eosin lieferte mit der voraufgegangenen Hämatoxylintinktion zusammen eine gute Doppelfärbung. In vielen Fällen wurde auch die HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylinfärbung angewandt.

Untersuchungen an Sticholonche.

Hierzu Taf. VIII, Fig. 1—26.

So lange der Parasit sich innerhalb der *Sticholonche* befindet, stellt er ein annähernd kugeliges Gebilde dar, welches stets an der

[1] Ohne Kenntnis gehabt zu haben von der Anwendung eines ähnlichen Verfahrens durch Andere, bediene ich mich seit Jahren des vorstehend beschriebenen Modus procedendi bei der Einbettung kleiner Objekte. Derselbe hat vor der von RHUMBLER (32, p. 312—314, 33, p. 303—306) angegebenen Methode den Vorzug, dass die Objekte allmählich mit Paraffin durchtränkt werden und außerdem auch nicht einem so plötzlichen Temperaturwechsel ausgesetzt sind. Eben so wird die Verunreinigung des Paraffins durch Nelkenöl oder Glycerin vermieden.

konkaven Seite der eigenthümlichen bohnenförmigen Kapsel des Wirthsthieres und hier wiederum etwas seitlich, gelegen ist. Die Kugel besitzt je nach dem Entwicklungszustande des Parasiten einen größeren oder kleineren Durchmesser. Bei weit fortgeschrittenen Stadien bildet sie einen im Verhältnis zur Größe des Wirthes mächtigen Auswuchs am Körper desselben. Nach außen ist die Kugel rings durch einen scharfen Kontour begrenzt. Der protoplasmatische Inhalt ist durchsichtig und von blassgelblicher Färbung.

Schon bei relativ schwacher Vergrößerung erkennt man im Innern der Kugel einen kegel- oder bienenkorbförmigen Zapfen, dessen abgerundete Spitze dicht unter der Körperoberfläche der *Sticholonche* liegt. An seiner Außenfläche zeigt der Kegel eine Anzahl von parallelen Querfurchen, die von der Spitze her gesehen sich in ihrem Verlaufe als eine zusammenhängende links gewundene Spirale darstellen. Bei jugendlichen Thieren ist die Zahl der Touren eine nur geringe; ältere Exemplare weisen dagegen zahlreiche Windungen auf.

Die genaueren Organisationsverhältnisse treten erst deutlich zu Tage, wenn man das Thier dem gelinden Druck eines Deckgläschens aussetzt. Man sieht alsdann, dass die Außenfläche des Kegels an seiner Basis sich umschlägt und in ihrer Fortsetzung die Innenfläche der Kugelwandung bildet, sowie, dass auch die Furchen sich ununterbrochen von ersterer auf die letztere fortsetzen. Weiter bemerkt man, dass gegenüber der Spitze des Kegels sich die Dicke der Kugelwandung von den Seiten her stark vermindert[1]. Fol hat die Form, die der Parasit in diesem Stadium besitzt, treffend mit der eines zur Hälfte umgestülpten Handschuhfingers verglichen. Das Austreten des Thieres stellt — um in dem Bilde zu bleiben — eine völlige Umwendung des Fingers dar.

Bei Beginn dieses Vorganges sieht man zunächst die Spitze des inneren, kegelförmigen Theiles die vor ihr liegende dünne Stelle der Kugelwandung durchbrechen und langsam aus der entstandenen Öffnung hervortreten. Gleichzeitig beginnt ein lebhaftes Flimmern von Cilien an seiner Oberfläche und eine Längsstreckung des Körpers.

[1] Da bei dem lebenden Thiere unter normalen Verhältnissen die Flächen dicht an einander liegen, so sind diese Dinge ohne Weiteres nur schwer zu sehen. Der Druck des Deckgläschens wirkt aber oft als Reiz, der ein vorzeitiges Ausschlüpfen des Parasiten zur Folge hat. Am besten erkennt man den Bau an konservirten Exemplaren. In der Fixirungsflüssigkeit zieht sich der innere Kegel regelmäßig etwas zusammen, so dass zwischen den Wandungen ein größerer Raum entsteht (s. Fig. 1).

Während der vordere Abschnitt des Thieres[1] allmählich immer weiter hervortritt, vollzieht sich am hinteren Körperende die Umstülpung, dergestalt, dass hier die innere Wandung der Kugel zur äußeren Körperwandung des freien Parasiten wird und umgekehrt, die äußere Schicht der ersteren im Innern des letzteren zu liegen kommt. Bei dem geschilderten Process bilden sich innerhalb des Thieres ein oder mehrere Hohlräume aus, die in den einzelnen Fällen von sehr verschiedener Gestalt und Größe sein können. Die Öffnung, durch die der Parasit hindurchgetreten ist, kommt bei der Umstülpung naturgemäß am hinteren Körperende des Thieres zu liegen. Nach dem Durchtritt des letzteren verengert sie sich wieder und kann sich sogar vollständig schließen. In anderen Fällen bleibt sie bestehen, so dass durch sie der innere Hohlraum mit der Außenwelt kommunicirt.

Schon vor der völligen Umstülpung sieht man den Parasiten oft durch seine Cilien in eine rotirende Bewegung versetzt. Ist der Zusammenhang mit dem Wirthsthiere gelöst, so schießt er mit großer Geschwindigkeit, beständig um seine Längsachse sich drehend, geradlinig davon. Stößt er auf irgend einen Widerstand, so stockt die Bewegung für einen Augenblick, um gleich darauf in veränderter Richtung fortgesetzt zu werden.

Wie ich bereits erwähnte, kann man den Parasiten sehr leicht zum Ausschlüpfen veranlassen. Sogar bei verhältnismäßig jugendlichen Stadien gelangt man auf die angegebene Weise zum Ziele. Im letzteren Falle erhält man ein kurzes plumpes Individuum, bei welchem die spiralige Furche nur wenige Touren aufweist (s. Fig. 7). Voll entwickelte Thiere zeichnen sich durch eine gestreckte schlanke Köperform und zahlreiche Windungen der Spiralfurche aus (s. Fig. 2).

Ist der Parasit ausgetreten, so thut man gut daran — will man ihn einige Zeit am Leben erhalten — etwas frisches Seewasser zuzusetzen. Doch auch unter Anwendung aller Vorsicht wollte es mir nie gelingen, die Lebensdauer des Thierchens über etwa eine halbe Stunde hinaus auszudehnen. Gewöhnlich fand der Parasit schon früher seinen Tod dadurch, dass er an den Rand des Tropfens gelangte oder auf ein anderes Hindernis innerhalb desselben stieß. Die Folge davon war, dass er sich im Moment in minimale Theilchen auflöste, die, wie von einem inneren Druck getrieben, nach allen Seiten aus einander sprühten, ohne eine Spur zu hinterlassen[2].

---

[1] Die Bezeichnungen »vorn« und »hinten« sind nur aus der Lage des Körpers bei der Fortbewegung abstrahirt.

[2] Schon Fol beobachtete diese Erscheinung bei zwei von ihm isolirten

Auch das Ausschlüpfen selbst ist für den Parasiten, wie es scheint, ein kritischer Vorgang. Mehrfach sah ich, namentlich wenn man einmal etwas längere Zeit vergeblich auf den Augenblick des Freiwerdens hatte warten müssen, dass das Thierchen nicht mehr die Kraft besaß, sich seinen Ausweg aus dem Wirthsthiere zu erzwingen. Es rotirte dann eine Zeit lang innerhalb der Höhlung, wobei es dieselbe bisweilen stark erweiterte und bohrte sich schließlich nicht selten tief in das Plasma seines Wirthsthieres ein, wo es dann allmählich abstarb; oder auch es knäuelte sich, nachdem das Austreten missglückt war, zusammen und zerfiel in mehrere Theilstücke, die selbständig weiter rotirten. In einem Falle wurden dieselben nachträglich sogar noch frei. Ein anderes Mal floss der Körper des Thierchens, als ihm das Freiwerden misslang, innerhalb des Wirthes aus einander. Die unregelmäßig gelappte Masse ging zusammen mit dem letzteren zu Grunde. Öfter kommt es vor, dass beim Ausschlüpfen der vordere Theil des Thieres sich abschnürt und allein fortschwimmt oder dass die Umstülpung nicht ganz bis zu Ende ausgeführt wird und der Organismus in diesem Zustande frei wird (s. Fig. 6). Wiederholt beobachtete ich auch, dass die bohnenförmige Kapsel der *Sticholonche*, vereinzelt sogar der ganze protoplasmatische Inhalt des Wirthsthieres, bei dem Ausschlüpfen des Parasiten von hinten in denselben hineintrat, gewissermaßen von ihm aufgesogen wurde. Der Parasit schwamm dann stets wie gewöhnlich davon. Unter solchen Umständen zeigt jedoch sein Körper an der Stelle, wo die Kapsel im Innern desselben liegt, eine Anschwellung (s. Fig. 5). Je nach der Lage der Kapsel ist die Körpergestalt mehr keulen- oder spindelförmig. Bemerken will ich hier ferner noch, dass man das Austreten des Parasiten oftmals selbst dann noch beobachten kann, wenn das Wirthsthier bereits abgestorben oder gar schon zerfallen ist.

Die bisherigen Angaben über den feineren Bau des Parasiten sind ziemlich unsicher und widersprechend. Fol (7, p. 17 u. 18) schreibt über die Strukturverhältnisse des unausgeschlüpften Organismus: »Déjà de bonne heure il est creusé d'une cavité qui, de profil, a la forme d'un 8. Ses parois presque homogènes renferment cependant quelques taches rondes qu'on serait tenté de comparer à

frei gewordenen Parasiten, doch vermochte er die Thiere etwas länger lebend zu erhalten. Das eine Exemplar ging nach zwei Stunden zu Grunde, das andere theilte das gleiche Schicksal etwa eine Stunde später.

des noyaux, mais qui sont bien moins nets que des noyaux de cellules d'animaux supérieurs.« Bei voll entwickelten Individuen schildert er die Wandungen als »toujours fort épaisses«, aber scheinbar »homogènes et sans texture histologique«. An einer anderen Stelle (l. c. p. 21) giebt Fol dagegen an, dass bei späteren Entwicklungsstadien die homogen erscheinende Wandung eine Menge kleiner kernartiger Körperchen einschließe, die ohne Ordnung durch ihre ganze Dicke zerstreut seien und von denen jedes mehrere kleine lichtbrechende Granulationen enthalte. Das ausgeschlüpfte Thier weise an seiner Oberfläche eine spiralige Rinne auf, die (in mathematischem Sinne) von rechts nach links gewunden sei; außerdem sei sein Körper vollständig mit kurzen feinen Cilien bedeckt, die an allen Stellen die gleiche Länge zeigten. Die Körperwandung erscheine zwar homogen, doch würde eine etwa vorhandene Struktur bei der lebhaften Bewegung der Beobachtung sehr wohl entgehen können. Nach Korotneff (27, p. 625) ist der Spiralkörper eine »zellige Bildung«. Das jüngste von ihm beobachtete Stadium wird als »ein birnförmiger Körper, der aus vier Zellen besteht und vier längliche Zellkerne einschließt«, beschrieben. Ein anderes, späteres Entwicklungsstadium besteht, wie Korotneff festgestellt haben will, »aus einer inneren Masse und einer Hülle; die innere Masse ist von zwei großen mandelförmigen Zellen gebildet, die zwei große Kerne besitzen; diese Zellen sind nur am Boden der Hülle angewachsen, sonst liegen sie frei und ihren Zipfeln entspricht eine Öffnung der zelligen Hülle. Die Hülle ist ganz topfförmig, einschichtig, sie schließt eine bedeutende Anzahl von länglichen Kernen ein und hat, wie gesagt, eine Öffnung«. Bezüglich des frei gewordenen Thieres giebt Korotneff an, dass es eine »längliche Larve« sei, die nicht eine spiralige Furche besitze, sondern aus fünf durch cirkuläre Furchen von einander abgegrenzten Segmenten bestehe. Die Oberfläche des Thierchens sei nicht mit feinen Wimpern, sondern mit großen, geißelförmigen, einzeln stehenden Cilien besetzt. Weiter bemerkt Korotneff, »dass dieser Körper aus einer äußeren mehr homogenen Schicht und einer inneren mit einem Plasmanetze durchsetzten Masse gebildet wird«. Obgleich es ihm nicht gelang, das Thier zu färben, behauptet Korotneff »mit Entschiedenheit«, »dass die innere Masse aus wenigen Entodermelementen gebildet, die äußere, cilientragende Schicht aber ein zelliges Ektoderm ist«. Köppen endlich will nur einen einzigen Kern in dem Parasiten gefunden haben; er giebt von dem feineren Bau des Organismus (26, p. 418) folgende Beschreibung:

»Son corps consiste en un protoplasma et en un noyau. Le protoplasma est tantôt clair et homogène, tantôt granuleux ou réticuleux, et la couche superficielle en est plus ou moins condensée. Au lieu de noyau, on y remarque souvent de petits globules qui se colorent comme le noyau, ou bien encore les mêmes globules, mais entourés d'une couche claire et souvent aussi d'une membrane. Ils sont dispersés dans tout le corps de l'Acinétien, et lorsque celui-ci contient un embryon, ce dernier peut en être aussi rempli, et dans ce cas lui non plus ne contient pas de noyau[1].« Der Parasit besitzt nach KÖPPEN's Angabe in einem gewissen Stadium die Fähigkeit, nach Art einer Amöbe seine Gestalt zu verändern, während er auf einer anderen Entwicklungsstufe einen mit Cilien besetzten infusorienartigen Organismus darstellt. Weiter erwähnt KÖPPEN kontraktile Vacuolen, die er sehr selten bei dem im Wirthsthiere eingeschlossenen Parasiten, immer dagegen bei dem frei gewordenen gefunden zu haben berichtet. Endlich theilt KÖPPEN mit KOROTNEFF die Ansicht, dass die Furchen an der Oberfläche des Parasiten parallele, geschlossene Ringe, nicht aber eine zusammenhängende Spirale bilden, doch lässt er im Gegensatz zu FOL und KOROTNEFF die Cilien in den Furchen stehen.

Ich will bei der Darstellung meiner eigenen Untersuchungsresultate von dem unausgeschlüpften Thiere ausgehen und zum besseren Verständnis seiner Organisationsverhältnisse auf einen medianen Längsschnitt durch ein annähernd ausgewachsenes Exemplar des Parasiten verweisen, wie ein solcher auf Taf. VIII, Fig. 9 sich abgebildet findet. Wie ich schon oben aus einander setzte, besteht der Körper des Parasiten in diesem Stadium gewissermaßen aus zwei Abschnitten: einem inneren, massiven Kegel und einer ihn umgebenden dünneren Kugelschale. An der Basis des Kegels gehen beide in einander über. Gegenüber der Spitze des Kegels vermindert sich die Dicke der Kugelwandung zu einem dünnen Häutchen, welches den zwischen der äußeren Kegel- und der inneren Kugelwandung gelegenen kappenförmigen Hohlraum nach außen zu abschließt[2]. Das ganze Thier ist von einer scharfen Grenzlinie umgeben, die von

---

[1] Wie bereits hervorgehoben wurde, deutet KÖPPEN den Spiralkörper als eine in *Sticholonche* lebende Suctorienform. Den im Inneren des unausgeschlüpften Thieres gelegenen kegelförmigen Theil desselben spricht er als Embryo an.

[2] Bisweilen schien es mir, als ob vor der Spitze des Kegels sich eine Öffnung in der Membran befände (s. hierzu FOL, 7, p. 19, Taf. II, Fig. 14 *p*), doch konnte ich dieselbe auf Schnitten nicht nachweisen.

einer kräftigen, deutlich doppelt kontourirten Membran herrührt[1]. Die beim Ausschlüpfen zur Körperoberfläche werdenden Wandungen des Hohlraumes sind dagegen von einer sehr zarten Membran überkleidet. Das Protoplasma des Parasiten zeigt in den äußeren Partien des Kegels, namentlich an der Spitze, hin und wieder ein klares, durchsichtiges Aussehen; im Übrigen besitzt es eine gröbere Struktur. Mittels starker Objektive war vielfach eine schaumige Beschaffenheit desselben deutlich zu erkennen. Bei verschiedenen Exemplaren fand ich in dem kegelförmigen Körperabschnitte einen mehr oder minder großen kugeligen vacuolenähnlichen Hohlraum; in einem Falle besaß fast das ganze Protoplasma ein blasiges Aussehen. Die Kerne, deren unser Parasit eine große Zahl besitzt, sind von kugeliger oder länglich runder Gestalt. Sie liegen nahe der Körperoberfläche, und zwar in den zwischen den Furchen sich vorwölbenden Wülsten, wo sie sich dicht neben einander zu Reihen angeordnet finden. An gut orientirten Längsschnitten findet man ferner gegenüber der Spitze des Kegels in der Mitte der Basis einen eigenartigen Zapfen, der auf der einen Seite im Plasma des Kegels seinen Ursprung nimmt, auf der anderen Seite an die Außenwandung des Thieres herantritt. In seinem Innern erkennt man eine sehr zarte Längsstreifung. Der Zapfen ist von einer Höhlung umgeben, wie diese Dinge auf dem Längsschnitte (Fig. 9) dargestellt sind. Ein Theil desselben Schnittes ist in Fig. 10 bei etwas stärkerer Vergrößerung wiedergegeben. Man sieht hier an der Oberfläche der Wülste des kegelförmigen Körperabschnittes feine Kanäle nach außen münden, die eine Strecke weit in das Körperinnere hinein zu verfolgen sind. Ich konnte derartige Bildungen nur an einem einzigen Exemplare deutlich nachweisen. Bei diesem waren sie an jeder Vorwölbung des Kegels zu finden, doch wage ich nicht zu entscheiden, ob dieselben wirklich am lebenden Thiere vorhanden waren oder nicht vielleicht durch Schrumpfungen bei der Konservirung entstanden sind. Endlich muss ich noch auf das regelmäßige Vorhandensein feiner Fasern hinweisen, die ringsum die Außenfläche des Kegels mit der inneren Kugelwandung verbinden und jederseits in den Furchen inserirt sind. Bei dem Ausschlüpfen des Parasiten

[1] Die scharfe Abgrenzung des Parasiten gegen das Wirthsthier tritt bei der angewandten Doppelfärbung (Hämatoxylin und Eosin) besonders klar hervor, indem sich das Plasma der *Sticholonche* roth, der Parasit dagegen blau tingirt. Bei parasitenführenden Acanthometriden war dieser Unterschied in der Färbung nicht zu konstatiren.

werden dieselben zerstört und da sich am gleichen Orte die Cilien ausbilden, so ist es nicht unwahrscheinlich, dass diese aus jenen hervorgehen.

Jüngere Individuen unterscheiden sich von den älteren nicht allein durch geringere Größe, sondern auch durch eine weniger bedeutende Anzahl von Windungen der Spiralfurche sowie durch eine kleinere Menge der Kerne. In Fig. 12 und 13 sind die jüngsten Stadien des Parasiten, die als solche mit Sicherheit noch zu erkennen waren, im Längsschnitt dargestellt. Besonders auffallend ist auch die Gestalt der Kerne, die hier eine gestreckte, stäbchen- oder kommaförmige ist. Bei dem größeren der beiden Exemplare schien mir schon eine Andeutung des Zapfens vorhanden zu sein.

Der frei gewordene Parasit besitzt eine mehr oder weniger gestreckte, annähernd cylindrische Gestalt[1], und ist in seinem Aussehen wohl am besten mit einem kleinen Wurme zu vergleichen. Am vorderen Ende ist er kegelförmig zugespitzt. Dicht unterhalb der Spitze beginnt die Spiralfurche, deren parallele, linksläufige Windungen sich von hier bis zum entgegengesetzten Ende des Thierchens erstrecken. An seiner Körperoberfläche trägt der Parasit einen Besatz von kleinen feinen Cilien, die jedoch in ihrem Vorkommen auf die Spiralfurche beschränkt sind. Das Körperinnere des Organismus bietet einen verschiedenartigen Anblick dar. Bei jugendlich frei gewordenen Exemplaren findet man meist eine Höhlung von runder oder länglicher Gestalt, die bald ringsum abgeschlossen erscheint (s. 7, Taf. II, Fig. 15), bald durch eine Öffnung am hinteren Körperende mit der Außenwelt kommunicirt (s. Fig. 7). Von älteren Individuen lässt die Mehrzahl nach dem Ausschlüpfen im Inneren einen gestreckten, das Thier fast der ganzen Länge nach durchziehenden rohrartigen Hohlraum erkennen. Vorn endet derselbe blind, während er hinten offen ausmündet. Das Bemerkenswertheste daran ist, dass der innere Kanal von einem anderen Hohlraume rings umgeben wird, der einerseits durch die dünne Rohrwand, auf der anderen Seite durch die dickere Körperwandung des Thieres begrenzt wird. Das Innere des Raumes wird von zahlreichen, die Wandungen mit einander verbindenden Strängen quer durchsetzt (s. Fig. 4). Ob der Hohlraum völlig abgeschlossen ist, vermag ich nicht anzugeben, da ich im Vorderende des Thieres die Einzelheiten in keinem Falle genau genug unterscheiden konnte. Hatte der

[1] Über gewisse Ausnahmefälle s. p. 147.

Parasit vor dem Austreten den plasmatischen Inhalt seines Wirthes in sich aufgenommen, so sah ich nie einen Hohlraum in seinem Körperinneren; auch die Öffnung am hinteren Ende pflegte sich bei solchen Exemplaren zu schließen. Meist blieb dann jedoch als Überbleibsel ein ins Innere führender dunklerer Strang bestehen (s. Fig. 5).

Was den feineren Bau betrifft, so fand sich bei manchen Exemplaren unterhalb des dünnen, den Körper äußerlich überkleidenden Häutchens eine Schicht von klarerem körnerfreien Protoplasma, die namentlich an der Spitze des Vorderendes eine bedeutendere Dicke und eine deutliche Querstrichelung zeigen konnte (s. Fig. 8). Auch an unausgeschlüpften Thieren habe ich Derartiges gelegentlich beobachten können. Überhaupt entsprechen die Strukturverhältnisse des frei gewordenen Parasiten denen des unausgeschlüpften Thieres. Wie bei letzterem so sind auch bei jenem die Kerne in parallelen Querreihen oder, richtiger gesagt, in einer zusammenhängenden spiraligen Kette angeordnet. Auffallend ist dabei nur, dass bei dem frei umherschwimmenden Organismus die Kernreihe allgemein dicht neben der Furche herläuft, während man sie bei dem noch in der *Sticholonche* eingeschlossenen Thierchen mehr in der Mitte zwischen den Windungen liegend findet. Bezüglich der Kerne des Parasiten möchte ich noch auf den bedeutenden Unterschied in ihrer Größe selbst bei gleichen Entwicklungsstadien hinweisen, wie er in den Figuren 2 u. 3, 9 u. 11 zu Tage tritt. Wo die Kerne kleiner sind, sind sie gleichzeitig dichter bei einander gelegen und damit auch in größerer Zahl vorhanden. Ihr Durchmesser schwankt — wenn ich von den stäbchenförmigen Kernen junger unausgeschlüpfter Individuen absehe — zwischen 1 und 3,5 μ.

Ich will hiermit meine Beschreibung des in *Sticholonche* vorkommenden Parasiten schließen, werde jedoch im letzten Abschnitte bei der Erörterung seiner systematischen Stellung auf ihn zurückkommen.

Ich wende mich nunmehr der Besprechung jener eigenartigen Haufen von kleinen Kügelchen zu, die man stets bei denjenigen Exemplaren von *Sticholonche* vorfindet, die keinen Spiralkörper einschließen. Fol meint sogar, dass man sie ausschließlich bei solchen Individuen beobachte, doch kann ich Korotneff's gegentheilige Angabe bestätigen, wonach bisweilen — ich besitze allerdings nur ein derartiges Schnittpräparat — bei demselben Thiere beide Arten von Bildungen angetroffen werden.

Die Kugelanhäufung liegt stets in der Ausbuchtung der bohnenförmigen Kapsel. Bei kleinen Exemplaren bildet sie hier einen Ballen von geringem Durchmesser. Große Individuen weisen dagegen einen umfangreichen Klumpen auf, der die Kapsel von der konkaven Seite her beiderseitig umfasst, und, wie schon FOL bemerkt, den Körper der *Sticholonche* in dieser Gegend so stark erweitern kann, dass derselbe im Schnitt fast dreieckig erscheint. FOL giebt weiter (7, p. 17) an, dass die Kügelchen einen helleren sphärischen Raum einschließen, der das Aussehen eines Kernes hat oder, dass man im Inneren auch noch ein stärker lichtbrechendes, einem Nucleolus ähnelndes Körperchen vorfindet. KOROTNEFF (27, p. 624) berichtet bezüglich der Kugelanhäufung Folgendes: Als jüngstes Entwicklungsstadium dieser Bildung habe er eine scheinbar von einer feinen Membran umschlossene Zelle beobachtet, die außer grobkörnigem Plasma zwei homogene Kerne mit stark lichtbrechenden Nucleolen aufgewiesen habe. Durch Theilung der Kerne entstehe ein Haufen. Die Kerne oder Kügelchen, welche nebst wenigem Protoplasma denselben bilden, seien von ganz verschiedener Größe, aber alle mit einem glänzenden Punkte versehen. Der Haufen stelle einen kompakten, von einer sehr resistenten Membran umgebenen Körper dar. Später zerreiße die Hüllmembran, worauf sich die Kerne durch den ganzen Protoplasmaleib der *Sticholonche* zerstreuten. Die Theilung der Kerne schreite auch dann noch weiter fort. Dabei bleibe die mütterliche Kernmembran erhalten, doch seien nie mehr als vier Tochterkerne innerhalb derselben Membran angetroffen worden. KÖPPEN unterscheidet (26, p. 418 u. 419) kleine kernartige Kügelchen und eben solche, die aber mit einer hellen Schicht sowie oft auch noch mit einer Membran umgeben seien. Letztere stellen ein späteres Stadium der ersteren dar. Im Inneren der Membran erfolge wiederholte Theilung. Auf diese Weise entstehe ein Haufen von Kügelchen, die Anfangs durch eine Quantität Protoplasma mit einander verbunden seien. Später verschwinde dieses, so dass die mit Membran und Kern ausgestatteten Kügelchen frei im Körper der *Sticholonche* zu liegen kämen.

Von den sich auf diese Dinge beziehenden bisherigen Angaben muss ich die von KÖPPEN gemachten als die zutreffendsten bezeichnen, wenn auch im Einzelnen meine Resultate hier und da von den seinigen Abweichungen zeigen. So sah ich z. B. nie den Spiralkörper mit den in Rede stehenden Kügelchen erfüllt, wie

KÖPPEN dies angiebt[1]. Auch theile ich nicht die von dem russischen Forscher vertretene Ansicht bezüglich des Ursprunges der genannten Bildungen (nämlich aus dem Kerne des Spiralkörpers), ein Punkt, auf den ich weiter unten einzugehen Gelegenheit nehmen werde. Ganz richtig hat dagegen KÖPPEN Kerne und Bläschen mit Kernen als zwei verschiedene, auf einander folgende, Stadien unterschieden.

In Fig. 14 u. 22—25 habe ich einige Schnitte abgebildet, welche mir eine fortlaufende Reihe von Entwicklungsstadien einer Kugelanhäufung darzustellen scheinen[2]. Nach meinen Schnitten habe ich mir folgendes Urtheil gebildet: Fig. 14 stellt das jüngste der betreffenden Stadien dar. Der Haufen besteht aus einer relativ geringen Anzahl großer, in einer besonderen Protoplasmamenge eingebettet liegender, kugeliger Kerne. Durch wiederholte Theilung entsteht ein großer Haufen aus unzähligen kleineren Kernen (s. Fig. 22). Nun tritt eine Lockerung des Kernhaufens ein, indem sich einzelne Kerne mit einer kugeligen hellen Schicht und einer Membran umgeben (s. Fig. 23). Die Kerne selbst zeichnen sich in diesem Zustande durch besonders starke Färbbarkeit aus. Die Auflockerung schreitet immer mehr fort und führt schließlich zur Ausbildung einer Anhäufung von lauter kernhaltigen Bläschen (s. Fig. 24). Diese liegen, da sich inzwischen auch die Plasmamasse des früheren Kernhaufens aufgelöst hat, frei im Körper der *Sticholonche*, doch treten sie, so weit meine Erfahrung reicht, nie völlig auf die konvexe Seite der bohnenförmigen Kapsel hinüber, wie ich dies KOROTNEFF's entgegengesetzter Angabe gegenüber glaube hervorheben zu müssen. Die Kerne zeigen jetzt ein anderes Aussehen, indem sie größer geworden sind und in ihrer sich weniger intensiv färbenden homogen erscheinenden Hauptmasse ein, bisweilen auch zwei oder drei, dunklere Körperchen erkennen lassen. Bei einzelnen Exemplaren hatten die Kerne eine bedeutende Größe erreicht (s. Fig. 25)[3]. Auffallend ist es übrigens, dass schon auf einer sehr frühen Entwicklungsstufe des Kernhaufens (s. Fig. 14) sich außerhalb desselben ganz ähnliche

---

[1] S. das Citat p. 149.

[2] Auch hier zeigt sich bei Anwendung der erwähnten Doppelfärbung derselbe scharfe Unterschied wie bei den spiralkörperführenden Individuen, indem das Plasma der *Sticholonche* einen rothen, der Kernhaufen mit dem zu ihm gehörenden Protoplasma einen violetten oder blauen Farbenton annimmt.

[3] Eine andere Möglichkeit wäre die, dass nur die dunkler gefärbten Körperchen als Kerne aufzufassen sind, die sich mit einer (heller gefärbten) Protoplasmaschicht umgeben haben.

Bläschen mit dunklen Körperchen im Inneren finden können, wie sie bei späteren Stadien beobachtet werden[1].

Über den feineren sehr verschiedenartigen Bau der die Kernhaufen bildenden Nuclei und über die Vorgänge, die sich bei ihrer Theilung abspielen, kann ich leider nur einige wenige Angaben machen, was ich um so mehr bedauere, als in diesen Punkten eigenartige Verhältnisse bestehen[2].

Betrachtet man einen Schnitt durch einen Kernhaufen in dem Stadium, wie es in Fig. 14 dargestellt ist, bei stärkerer Vergrößerung (s. Fig. 14 *a*), so lassen die bei Anwendung schwächerer Systeme homogen erscheinenden Kerne eine wabige Struktur erkennen. Jeder Kern umschließt einen sphärischen, mit Eosin sich rosa färbenden, nucleolusartigen Körper[3]. Weiter ist überall ein einzelnes oder zwei dicht neben einander liegende, durch Eisenhämatoxylin geschwärzte kleine Körnchen nachweisbar, die dem Kerne unmittelbar anliegen[4]. Von diesen Bildungen aus sieht man eine Anzahl — meist waren es sechs — feine Fasern in regelmäßiger Anordnung radiär nach den verschiedensten Seiten in das Kerninnere ausstrahlen. Waren an den eben geschilderten Kernen die Strukturverhältnisse theilweise nur schwer auszumachen, so traten dieselben bei den in Fig. 15 u. 15 *a* abgebildeten Kernen recht deutlich hervor. Die centrosomenähnlichen Gebilde an der Kernoberfläche sind hier wesentlich größer und regelmäßig als paarige, durch einen schmalen Zwischenraum von einander getrennte, länglich runde Körperchen entwickelt. In vereinzelten Fällen fanden sich außerdem noch an einer anderen Stelle der Kernoberfläche derartige Körnchen. Die

---

[1] Anmerkungsweise möge hier noch erwähnt sein, dass bei einigen wenigen Individuen der Bläschenhaufen mit zooxanthellenartigen gelben Zellen durchsetzt war.

[2] Da bei der in der größten Zahl der Fälle von mir angewandten Färbung mittels Hämatoxylin und Eosin sich die einzelnen Bestandtheile der Kerne für eine genaue Untersuchung nicht deutlich genug von dem umgebenden Protoplasma abhoben, so entschloss ich mich, alle Schnittserien mit Kernhaufenstadien, so weit sie anders tingirt waren, nachträglich noch nach der HEIDENHAIN-schen Methode und mit Eosin nachzufärben. So trat Manches zu Tage, was vorher der Beobachtung entgangen war; Anderes, was vorher zwar schon zu sehen war, wurde jetzt doch wesentlich deutlicher unterschieden.

[3] Der Umstand, dass diese Gebilde durch Eisenhämatoxylin nicht tingirt werden, deutet wohl darauf hin, dass sie als echte Nucleolen nicht aufgefasst werden können.

[4] Gelegentlich erblickt man auch an zwei oder gar drei Stellen der Kernoberfläche derartige Körperchen.

Fasern im Inneren, die bei den in Rede stehenden Kernen gleichfalls, nur noch bedeutend sicherer, nachzuweisen waren, schienen mir auf der einen Seite mit dem nucleolusartigen Körper in Verbindung zu stehen.

Bei einem anderen Kernhaufen befanden sich die Kerne sämmtlich in einem mehr oder minder vorgeschrittenen Stadium der Knäuelbildung. In einzelnen Kernen zeigte der Faden eine höckerige Oberfläche, von der man zahlreiche, die Fäden unter einander verbindende Fäserchen entspringen sah (s. Fig. 16 u. 16 *a*). Übergangsstadien, an denen außer der ursprünglichen Maschenstruktur die beginnende Anordnung des Chromatins zu Fäden zu bemerken war, wurden gleichfalls beobachtet. In manchen Fällen ließ sich an dem Chromatinfaden auch schon eine deutliche Längsspaltung nachweisen. Einen zur Abbildung geeigneten derartigen Kern konnte ich leider nicht entdecken, da bei dem einen in Frage kommenden Exemplare die Kerne theils angeschnitten waren, theils eine zu ungünstige Lage hatten; doch war festzustellen, dass die Chromatinfäden immer nach einer Stelle der Kernoberfläche orientirt waren. Centrosomen habe ich nicht mit Sicherheit auffinden können, wenngleich ich hin und wieder solche zu sehen glaubte.

Einen vollkommen abweichenden Bau zeigen die in Fig. 17 u. 17 *a* abgebildeten Kerne[1]. Sie besitzen oft eine abgeplattete scheibenartige Gestalt, wobei die Dicke im Mittelpunkt geringer als an dem Rande ist; andere sind von mehr kugeliger, eckiger oder beinahe gelappter Form[2]. Im Centrum liegt ein eigenthümlicher Körper, der in seinem Aussehen zwei durch eine junge Spindelanlage mit einander verbundenen Centralkörpern nicht unähnlich sieht. Die Längsachse dieses Gebildes steht bei den scheibenförmigen Kernen senkrecht zu den beiden Hauptflächen, so dass man dasselbe genauer nur von der schmalen Seite des Kernes her erkennen kann. Die Entfernung der beiden mit Centrosomen verglichenen

---

[1] Die eigenartige Struktur dieser Kerne erinnert lebhaft an Verhältnisse, wie man sie bei den bläschenförmigen Makronuclei gewisser Ciliaten beobachtet hat, wo gleichfalls ein im Centrum des Kernes gelegener Körper (Nucleolus?) vorhanden ist, der durch feine radiäre Fäden mit der dünnen Kernrindenschicht in Zusammenhang steht (s. hierzu 5, p. 1513, Taf. LX).

[2] Über die Gestalt dieser Kerne habe ich nicht zu voller Klarheit kommen können. Diejenigen Kerne, bei denen die Längsachse des im Centrum sich findenden Körpers parallel zur Schnittebene lag, besaßen regelmäßig die abgeplattete Form, während mir daneben untrügliche Anzeichen für das Vorhandensein annähernd kugeliger Kerne zu bestehen schienen.

Körper von einander ist eine wechselnde (s. Fig. 17 *b*). Außerdem gelang es mir hin und wieder, jederseits zwei durch einen schmalen Spalt von einander getrennte Körperchen nachzuweisen (s. Fig. 17 *b*). Erwähnt sei auch noch, dass die spindelartige Bildung, wo sie stark in die Länge gestreckt war, oftmals aus zwei kugeligen Hälften zu bestehen schien, sowie ferner, dass die an den Polen gelegenen Körper durch Eisenhämatoxylin schwarz tingirt wurden, während der sie verbindende Theil die rothe Färbung des Eosins annahm. Von dem soeben beschriebenen Gebilde strahlen eine Anzahl radiär angeordneter blasser Fäden nach der Peripherie des Kernes. Hier sieht man den Kernraum von einer Gitterwand begrenzt, deren Maschenwerk sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färbt. Dieser eigenartige Bau findet sich, wie ein Vergleich der Fig. 17 *a* u. 18 lehrt, bei Kernen verschiedenster Größe; nur bei den am weitesten fortgeschrittenen Kernhaufenstadien, wo die Kerne einen ziemlich kleinen Durchmesser besitzen, konnte ich denselben mit Sicherheit nicht mehr erkennen. In einem solchen Falle schienen mir die kleinen Kerne dagegen eine ganz ähnliche Struktur wie die in Fig. 14 *a* dargestellten zu besitzen.

Über die Vorgänge, die sich bei der Kerntheilung abspielen, habe ich mich bemüht, Genaueres festzustellen, doch kann ich nur über einige wenige einschlägige Beobachtungen berichten. An dieser Stelle sei erwähnt, dass alle Kerne eines Haufens regelmäßig etwa auf der gleichen Entwicklungsstufe stehen. Bei zwei Individuen nun fand ich eine Reihe merkwürdiger Kernstadien, die ich nur als Theilungszustände aufzufassen vermag. In Fig. 19 *a—f* habe ich eine Anzahl derselben wiedergegeben. Sie entstammen sämmtlich einem und demselben Kernhaufen, der aus einer großen Menge kleinerer Kerne vom Typus der zuletzt beschriebenen bestand. Wenn meine Deutung richtig ist, so beginnt der Theilungsvorgang damit, dass an zwei einander gegenüberliegenden Punkten der Peripherie des Kernes sich zwei neue Centren anlegen. Im weiteren Verlaufe rücken diese mehr ins Innere[1] und die radiär vom Mittelpunkt ausstrahlenden Fäden, die Anfangs nur in einem Halbkreis entwickelt waren, treten rings um den letzteren herum auf. Je weiter der Process der Theilung vorschreitet, um so mehr streckt

[1] Die Einbuchtung an dem unteren Kerne von Fig. 19 *d*, die sich auch an einer ganzen Zahl einzelner Kerne desselben Haufens noch erhalten zeigte, scheint mir beachtenswerth.

sich das ganze Kerngebilde in die Länge, und um so stärker schnürt sich die mittlere Partie desselben ein. Schon auf einem frühen Zeitpunkte geht der im Mittelpunkte des Mutterkernes gelegene Körper zu Grunde. Statt seiner findet man alsdann einen sich stark tingirenden derben Faden, der nach der Mitte an Dicke zunehmend, die Centren der beiden Tochterkerne mit einander verbindet. Die Überreste dieses Fadens fanden sich noch bei im Übrigen schon völlig getrennten, voll entwickelten Tochterkernen in Gestalt eines kräftigen dunkel gefärbten Zwischenstückes (s. Fig. 19 *e*) oder in späteren Stadien gelegentlich als lange feine verbindende Faser vor (s. Fig. 19 *f*). In ihrer Struktur entsprechen die Tochterkerne dem Mutterkern. Wie aus dem Gesagten hervorgeht, handelt es sich hier um eine vollständige Reihe fortlaufender Entwicklungsstadien. Die Zahl der in Theilung begriffenen Kerne war bei beiden in Frage kommenden Kernhaufen relativ groß, so dass ich von einzelnen Stadien mehrere in günstiger Lage zu Gesicht bekam.

Außer dem eben geschilderten Theilungsmodus und der nach den voraufgegangenen Angaben höchst wahrscheinlich vorkommenden Mitose trifft man bei den in Rede stehenden Kernen jedoch auch noch die gewöhnliche direkte Kernvermehrung oder Kernzerschnürung an. Über die letztere habe ich nur einiges Wenige zu bemerken. Sie fand sich nur bei jüngeren, noch aus größeren Kernen bestehenden Haufen (s. Fig. 20). Die Kerne ließen einen wabigen Bau erkennen und es wurden an denselben die verschiedensten Stadien der Durchschnürung beobachtet. Bemerkenswerth ist noch, dass auch hier die aus den obigen Ausführungen bekannten kleinen Körperchen an der Oberfläche der Kerne vorhanden waren. Bei den in Theilung begriffenen, länglichen Kernen waren mehrfach mit voller Deutlichkeit zwei, an den Polen der Längsachse gelegene, derartige Körperchen nachweisbar, während solche bei den übrigen Kernen sich nur in der Einzahl fanden. Sie lagen bisweilen in ziemlich tiefen Einsenkungen der Kernoberfläche und zeigten in ihrer Umgebung die schon bei der Beschreibung anderer ähnlich gebauter Kerne (Fig. 14 *a*) erwähnte Strahlung.

Meine Bemühungen, über die erste Anlage der Kernhaufen Näheres zu ermitteln, hatten nur geringen Erfolg. Das jüngste Stadium, welches ich hierher beziehe, bestand aus unregelmäßig verzweigten chromatischen Massen (s. Fig. 21), die an ihrer Oberfläche, zuweilen gerade an der Spitze der Ausläufer, ein einzelnes oder zwei durch Eisenhämatoxylin schwarz gefärbte Körnchen aufwiesen.

Hierauf folgt wahrscheinlich ein ähnlicher wie in Fig. 14 abgebildeter Entwicklungszustand.

Wie die verschiedenen Kernformen in einander übergehen, habe ich nicht feststellen können, dass sie in einem genetischen Zusammenhange mit einander stehen, ist die Voraussetzung, von der ich ausging. Wie es scheint kann bisweilen die Entwicklung aber auch einen anderen Verlauf nehmen. In einem Falle fand ich eine große, reich verzweigte, aus chromatischer Substanz bestehende Masse, in deren Umgebung sich isolirte Kerne von ganz ähnlichem Bau wie die in Fig. 17 abgebildeten fanden. Offenbar war die Masse im Begriff, in einzelne Kerne zu zerfallen. Den Übergang vermittelten größere abgetrennte Klumpen von unregelmäßiger Gestalt, die an ihrer Oberfläche die netzartige Struktur der fertigen Kerne erkennen ließen, sowie zu zusammenhängenden Haufen vereinigte, noch nicht isolirte Kerne. Dass dieser Entwicklungsmodus häufiger vorkommt, darauf deuten vielleicht die im Inneren mehrerer Kernhaufen angetroffenen Bildungen hin, die wohl die Reste der ursprünglichen Masse darstellen könnten. So sieht man z. B. auch bei dem in Fig. 17 abgebildeten Schnitt in der Mitte, die frei von Kernen ist, eine Stelle, an welcher das Protoplasma eine von derjenigen des umgebenden abweichende Beschaffenheit zeigt und einen kleinen dunkel gefärbten Körper umschließt.

Hiermit will ich meine Angaben über den Bau der Kernhaufen schließen. Wer Gelegenheit hat, an frischem Material eingehendere Untersuchungen anzustellen, wird wahrscheinlich mit leichter Mühe die bestehenden Lücken ausfüllen können, was mir nicht möglich war, der ich auf eine verhältnismäßig kleine Zahl für diese Untersuchung speciell in Betracht kommender, auch gar noch nachträglich in geeigneter Weise umzufärbender, Schnittserien angewiesen war.

Auf die muthmaßliche Bedeutung der im Vorstehenden behandelten Bildungen werde ich erst weiter unten einzugehen haben, dagegen möchte ich mir an dieser Stelle noch einige Bemerkungen über den Kern der *Sticholonche* erlauben.

So eingehend diese interessante Protozoenform, über deren Stellung im System bis heute noch Unklarheit herrscht, auch beschrieben worden ist, so ist doch weder durch ihren Entdecker R. Hertwig, noch auch durch irgend einen der anderen Autoren, die sich mit derselben befasst haben, über die Struktur ihres Kernes Ausführlicheres bekannt geworden. Ja, man ist sich sogar nicht einmal einig, ob die ganze bohnenförmige Kapsel oder nur der rundliche

Körper in ihrem Inneren als Kern zu bezeichnen sei. In seiner Beschreibung der *Sticholonche* (17, p. 329) spricht HERTWIG sich mit einiger Reserve für die letztere Auffassung aus, doch ändert er später (18, p. 48, 49) seine Ansicht und ist mehr geneigt, die Kapsel als Kern, das von ihr umschlossene rundliche Gebilde als Nucleolus zu deuten. FOL entscheidet sich (7, p. 13) für die gleiche Anschauung. Aus zwei Gründen kann ich mich dieser Ansicht nicht anschließen: Erstens weil das mikrochemische Verhalten des intracapsularen Protoplasmas, zweitens aber auch der Bau des in letzterem eingebettet liegenden Körpers gegen dieselbe spricht. Es ist mir nicht gelungen, die Fortpflanzungsverhältnisse bei *Sticholonche* klar zu stellen und ich kann auch nur über einige wenige Stadien des Kernes hier berichten[1]; das Eine aber scheint mir sichergestellt zu sein, dass es sich bei der bohnenförmigen Kapsel der *Sticholonche* um ein der Centralkapsel der Radiolarien vergleichbares Gebilde, nicht um einen Kern handelt, dass vielmehr der vermeintliche Nucleolus der früheren Autoren der Kern des Thieres ist.

Über den Bau des Kernes findet sich bei HERTWIG (17, p. 327) nur die Angabe, dass er »ein rundlicher, undeutlich kontourirter Körper« sei, welcher ein excentrisch gelegenes, scharf hervortretendes Korn einschließe. Nach FOL (7, p. 12) ist der Kern von *Sticholonche* ein annähernd kugelförmiges homogenes Gebilde ohne äußere Membran mit meist einem weniger stark lichtbrechenden sphärischen Körper in seinem Innern, der wie eine Vacuole aussehe. In anderen Fällen fehle die große Vacuole und sei durch mehrere kleinere ersetzt. Außerdem bemerkt FOL noch, eine kleine Anzahl feiner Körnchen gesehen zu haben, über deren Natur er jedoch nichts aussagen könne. Hiermit sind meines Wissens die über diesen Punkt in der Litteratur vorhandenen Angaben erschöpft.

Was zunächst die Kapsel als Ganzes betrifft, so besitzt dieselbe als Umhüllung eine feine aber sehr resistente Membran, deren Außenfläche mit zahlreichen kleinen Erhebungen bedeckt ist[2]. Letztere

---

[1] Obgleich ich eine große Zahl von Exemplaren geschnitten habe, fand ich doch niemals einen Kern in Theilung. Da jugendliche Individuen in großer Menge vorhanden waren, so vermag ich mir das Fehlen der gewünschten Stadien nur dadurch zu erklären, dass ich meine Thiere zu einer für diese Untersuchungen ungeeigneten Tageszeit konservirte. Vielleicht beginnen bei *Sticholonche* die Theilungsvorgänge auch erst nach Eintritt der Dunkelheit, wie dies bei so mancher anderen Form beobachtet worden ist.

[2] FOL verlegt die Vorsprünge auf die Innenfläche der Membran (7, p. 11, 12).

stehen entweder in den Knotenpunkten dreier sich unter Winkeln von 60° schneidenden Liniensysteme, wie dies aus den früheren Beschreibungen schon zur Genüge bekannt ist, oder aber sie finden sich in den Schnittpunkten zweier, sich rechtwinklig durchsetzenden Systeme (s. Fig. 1). Bei genauerer Untersuchung erweckten sie mir den Eindruck von feinen Röhrchen, die auf minimalen Öffnungen der Kapselmembran sitzen. Unerwähnt ist bisher geblieben, dass die kleinen Erhebungen sich durch eine sehr starke Tingirbarkeit auszeichnen. Sowohl durch Eosin wie durch Eisenhämatoxylin werden sie intensiv gefärbt.

Der Inhalt der Kapsel besteht aus einem fast homogen erscheinenden Protoplasma. Bei Anwendung von Kernfärbemitteln wird es gar nicht oder doch nur ganz blass tingirt. In dieser Masse, und zwar dem einen Kapselende etwas genähert, liegt der Kern des Thieres. Er besitzt eine annähernd kugelige oder länglich runde Gestalt und ist äußerlich durch einen scharfen Kontour begrenzt, der wahrscheinlich auf das Vorhandensein einer zarten Membran zurückzuführen ist. Das Innere des Kernes zeigt ein wechselndes Aussehen. In Fig. 26 *a*—*g* ist eine Anzahl verschiedener Zustände des Kernes dargestellt.

Im einfachsten Falle (*a*) bietet sich der Kern als ein homogenes Gebilde dar, in welchem ein kleiner kugeliger Körper von andersartiger Beschaffenheit eingelagert ist. Meistens trifft man jedoch im Kernraume außerdem noch eine Anzahl mit Kernsaft erfüllter Vacuolen an, deren Menge, Größe und Anordnung eine sehr wechselnde ist. Bald bemerkt man zahlreiche kleine (*b*), bald eine geringe Menge größerer Vacuolen (*c* und *d*), bald endlich eine große central gelegene, die von kleineren oder sehr kleinen umgeben ist (*e*, *f*, *g*). Die Größe der centralen Vacuole kann dabei zuweilen einen solchen Grad erreichen, dass die chromatischen Bestandtheile des Kernes auf eine dünne Schale reducirt sind.

Während die Hauptmasse des Kernes nach Einwirkung von Hämatoxylin und Eosin einen blauen Farbenton aufweist, zeigt sich die eingelagerte Kugel leuchtend roth gefärbt. Dieses Verhalten würde die Annahme gerechtfertigt erscheinen lassen, dass man es hier mit einem Nucleolus gewöhnlicher Art zu thun habe, wenn nicht die weiteren Schicksale des Körperchens dasselbe in anderem Lichte erscheinen ließen. Nicht selten beobachtet man nämlich Kerne, bei denen der kugelige Körper bis dicht unter die Kernoberfläche gerückt ist (s. Fig. 26 *e*), ja, man findet ihn sogar aus dem Kernraume herausgetreten, der Oberfläche des Nucleus an einer abgeplatteten

oder ein wenig vertieften Stelle anliegen. Weiter ist noch zu bemerken, dass derselbe stets sehr scharf kontourirt und von einem schmalen Hofe umgeben ist, wo das Plasma ungefärbt bleibt. Irgend welche feinere Struktur im Inneren der Bildung war selbst bei Anwendung sehr starker Objektive nicht zu erkennen. Ihren Durchmesser stellte ich auf durchschnittlich etwa 2 μ fest.

Obgleich ich weder vor noch nach seinem Herausrücken aus dem Kerne eine Zweitheilung des sphärischen Körpers, ferner in seiner Umgebung auch keinerlei Strahlung beobachtete, so ist es mir dennoch höchst wahrscheinlich, dass das in Rede stehende Gebilde ein Centrosom darstellt. Für diese Annahme spricht meines Erachtens auch sein Verhalten gegenüber Eisenhämatoxylin, durch welches es selbst dann noch pechschwarz gefärbt bleibt, wenn beim Differenziren in der Eisensalzlösung das Chromatin des Kernes bereits vollständig entfärbt ist.

Bekanntlich ist es die Ansicht O. Hertwig's (15, p. 48 u. 165) und Anderer, dass die Centralkörper aus dem Kerne hervorgehen; ja, Einzelne haben das Centrosom auch geradezu aus dem Nucleolus hergeleitet. Wenn auch diese Anschauung in verallgemeinerter Form sich nicht wird aufrecht erhalten lassen, so scheint ihre Richtigkeit doch für eine Reihe von Fällen erwiesen zu sein[1]. Ob der vorliegende ihre Zahl vermehren wird oder nicht, werden weitere Untersuchungen lehren müssen.

Zum Schlusse habe ich noch kurz ein Stadium zu erwähnen, dessen Bedeutung mir zwar unklar ist, welches ich aber der Vollständigkeit wegen doch nicht ganz unberücksichtigt lassen möchte. In zwei Fällen fand ich außer dem Kerne im Kapselplasma noch einen kleineren durch Eosin intensiv roth gefärbten runden Körper. Derselbe war etwas größer als das fragliche Centrosom und ließ beide Male in seinem Inneren zwei dunklere Körnchen erkennen. In Fig. 26 *g* ist der eine der beiden Fälle zur Darstellung gebracht. Außer dem centrosomaähnlichen Gebilde, welches aus dem Kerne herausgetreten ist, und dem in Rede stehenden Körper sieht man noch einige sehr kleine, im Präparat roth gefärbte Körnchen im Protoplasma liegen. Mich erinnert jener größere Körper in seinem Aussehen etwas an die von Keuten (24, p. 223, Taf. XI, Fig. 15—18) bei *Euglena viridis* beobachteten Einschlüsse, über deren Natur allerdings auch nichts Näheres bekannt ist.

[1] Vergl. die Untersuchungen von Karsten (22), v. Wasielewski (36), Julin (21), Balbiani (1) u. A.

Untersuchungen an Acanthometriden.

Hierzu Taf. VIII, Fig. 27—33.

Wie ich bereits Eingangs erwähnte, war R. HERTWIG der Erste, welcher das Vorkommen unseres Parasiten bei gewissen Acanthometriden-Arten beobachtete (s. 18, p. 20 ff., Taf. I, Fig. 9; Taf. III, Fig. 2, 3, 10, 14, 15), doch ist es FOL's Verdienst, zuerst die spiralkörperähnliche Beschaffenheit des von HERTWIG und Anderen[1] irrthümlich als ein Bestandtheil des Acanthometridenkernes aufgefassten Gebildes erkannt zu haben[2]. Neuerdings hat dann KÖPPEN das Austreten des Thieres direkt verfolgen und so die Angabe FOL's, dass es sich hier um eine analoge Bildung wie bei *Sticholonche* handle, bestätigen können.

Vier Arten sind es, bei denen HERTWIG den Parasiten angetroffen hat. Ihre Namen werden von ihm wie folgt angegeben: *Acanthometra serrata*, *Acanthometra Claparedei*, *Acanthostaurus purpurascens* und *Amphilonche belonoides*. HAECKEL fand den Eindringling bei zwei weiteren Species (s. 13, Taf. 129, Fig. 6 u. 10): *Acanthometron dolichoscion* und *Acanthonia tetracopa*. Ich selbst sah ihn hauptsächlich bei einer *Acanthostaurus*-Art, bei der die Stacheln im Centrum zu einem einzigen sternförmigen Stücke verschmolzen sind. Sie scheint mir mit der im Challenger-Report (13, p. 771) unter dem Namen *Acanthostaurus cruciatus* aufgeführten Species identisch zu sein[3]. Wahrscheinlich werden alle Acanthometriden-Arten, bei denen nicht gerade die Ausbildung des Skeletts hinderlich ist und sofern sie nur mit dem Parasiten das gleiche Gebiet bewohnen, gelegentlich von demselben befallen werden können.

Ehe ich auf die Besprechung des Parasiten selbst näher eingehe, dürfte es sich empfehlen, die Organisationsverhältnisse des Wirths-

---

[1] S. die Anmerkung 2 auf p. 142.

[2] Auch BRANDT zieht in seiner Monographie der koloniebildenden Radiolarien (2, p. 209) die von HERTWIG vertretene Ansicht in Zweifel, doch weicht seine Deutung nur in so fern von derjenigen HERTWIG's ab, als er noch einen Schritt weiter geht, indem er vermuthet, dass es sich bei den mit jener eigenthümlichen Bildung ausgestatteten Acanthometriden um innere Knospenbildung handle. Dieselbe Auffassung scheint BRANDT auf Grund der von FOL gemachten Beobachtungen auch von den einen Spiralkörper beherbergenden Sticholonchen zu haben.

[3] Da eine genaue Bestimmung während der Untersuchungen am lebenden Thiere unterblieben war, und bei den in Präparaten eingeschlossenen Exemplaren die angewandten Reagentien die Stacheln stark korrodirt hatten, war eine ganz sichere Identificirung nicht möglich.

thieres, so weit sie hier in Betracht kommen, sowie die Abgrenzung des Parasiten gegen das letztere klar zu stellen. Ich verweise zu diesem Zwecke auf die Fig. 27, welche einen *Acanthostaurus cruciatus* mit seinem Parasiten wiedergiebt.

Nach HERTWIG würde die scharf umschriebene große Kugel, die man in der unteren Hälfte der Figur zwischen den Stacheln erblickt, den in der Centralkapsel gelegenen und von einer kräftigen Membran umgebenen Kern des *Acanthostaurus* darstellen. Der im Inneren der Kugel sich befindende Körper wird von ihm als Nucleolus gedeutet und soll aus zwei Substanzen bestehen: einer sich dunkler färbenden Hauptmasse von rundlicher Gestalt und einem schwächer färbbaren kegelförmigen Theile, der »wie eine Mütze dem dunkleren Abschnitt aufsitzt«. Gegenüber der Spitze des Nucleolus soll sich die Kernmembran in das Innere einstülpen, den Kegel überkleiden und um denselben einen nicht mit Kernsubstanz erfüllten Raum bilden. Innerhalb des Kernes zeige die Membran cirkuläre, an der Einstülpungsstelle radiale Falten. KÖPPEN (26, p. 423) hat eine andere Auffassung. Nach seiner Ansicht stellt das ganze von HERTWIG als Kern bezeichnete Gebilde den Parasiten dar. Der große rundliche Körper im Inneren desselben, den HERTWIG als Nucleolus anspricht, wird von KÖPPEN als der Kern der Suctorie, die kegelförmige Bildung als Embryo und der Hohlraum als Bruthöhle gedeutet.

Ich vermag weder die eine noch die andere Auffassung zu theilen. Ich halte das, was HERTWIG Nucleolus nennt, für den Kern des Wirthsthieres, nicht wie KÖPPEN will, für den Kern des Parasiten, betrachte dagegen die ganze den Kern umgebende Schicht mitsammt der äußeren Membran als zu dem Parasiten gehörig.

Wenn ich mich hiernach der Darstellung meiner Resultate zuwende, so muss ich vorausschicken, dass dieselben noch weniger als bei *Sticholonche* Anspruch auf Vollständigkeit haben. Dies hängt vor allen Dingen damit zusammen, dass Acanthometriden mit Parasiten nie so zahlreich vorhanden waren wie Sticholonchen, sowie ferner damit, dass es bei den vorhandenen Exemplaren der ersteren obendrein viel seltener gelang, das Ausschlüpfen des Eindringlings zu beobachten als bei letzteren.

Es waren immer nur einkernige Acanthometriden, bei denen ich einen Spiralkörper fand[1], doch war bei derartigen Individuen

---

[1] BRANDT (2, p. 209) giebt an, eine derartige Bildung einerseits bei

sein Vorkommen so konstant, dass mir jener Zustand geradezu als eine Folge der Anwesenheit des Parasiten erschien. Ich denke nun nicht daran, den Unterschied zwischen präcocinen und serotinen Acanthometriden[1] allgemein auf das Fehlen oder Vorhandensein eines Spiralkörpers in der Centralkapsel zurückführen zu wollen. Für sicher halte ich es jedoch, dass sogenannte präcocine Arten gelegentlich durch die Anwesenheit des Parasiten serotin erscheinen können[2]. Dringt dieser Organismus nämlich, wie es offenbar der Fall ist, schon sehr frühzeitig, also noch zur Zeit des Vorhandenseins eines einzelnen Kernes bei dem Radiolar ein, so wird er in Folge seines Lageverhältnisses zum Kerne des Wirthsthieres bei diesem einen Übergang in das vielkernige Stadium unmöglich machen. Die betreffende Form wird daher, da sie sich im Übrigen ungestört weiter entwickelt, der Einfluss des Parasiten aber so lange andauert, wie dieser in seinem Wirthe verweilt, das Aussehen einer serotinen Art annehmen, selbst wenn sie zu den präcocinen gehört. Tritt der Parasit endlich aus, so scheint er regelmäßig den Kern der Acanthometride mit sich zu nehmen.

Was nun zunächst den unausgeschlüpften Parasiten betrifft, so fallen die abweichenden Verhältnisse auf, unter denen man im Vergleich mit *Sticholonche* das Thierchen hier antrifft. Während man bei letzterer den Spiralkörper gesondert für sich im Protoplasma seines Wirthes findet, sieht man ihn bei den Acanthometriden in die Centralkapsel eingelagert, wo er zusammen mit dem von ihm umhüllten Kerne des Radiolars einen runden, mehr oder minder voluminösen und von einer derben Membran umschlossenen Körper bildet. Derselbe hat eine stark excentrische Lage und steht an der distalen Seite mit der Kapselmembran in enger Berührung. In dieser Gegend erblickt man auch im Inneren die für den Parasiten charakteristische

---

Acanthometriden »mit ziemlich zahlreichen Kernen«, andererseits »in ganz jugendlichen Individuen, die eben erst beginnen, ein Skelett zu bilden«, gefunden zu haben, während sie in den Zwischenstufen fehlten. Wie gesagt, sah ich nie einen Spiralkörper in mehrkernigen Acanthometriden, dagegen bei einkernigen Individuen des verschiedensten Alters.

[1] Präcocin nennt HAECKEL (14, p. 5) diejenigen Acanthometriden, bei denen »der primäre Nucleus schon frühzeitig in viele kleine Kerne sich spaltet«. Die Formen, bei denen der einkernige Zustand lange bestehen bleibt, und erst spät bei dem ausgebildeten Radiolar dem vielkernigen weicht, bezeichnet er als serotin.

[2] Ob *Acanthostaurus cruciatus* zur einen oder anderen Gruppe von Arten gehört, ist bisher nicht festgestellt worden.

Streifung. Die Organisation des Thierchens entspricht in den Hauptzügen den Verhältnissen, wie man sie bei dem Parasiten der *Sticholonche* beobachtet. Dieselben zwei Körperabschnitte, die man an diesem, so lange er sich in seinem Wirthe befindet, unterscheiden kann, lassen sich auch an dem Parasiten der Acanthometriden erkennen: eine kegelförmige im Inneren gelegene Körperpartie und ein dieselbe rings umgebender, bei letzterem allerdings auch noch den Kern des Wirthsthieres mit umschließender Theil. An seiner Basis, mit welcher der konische Zapfen auf dem Kerne des Radiolars ruht, schlägt sich seine Wandung nach vorn um, so dass zwischen dem Kegel und dem ihn äußerlich umhüllenden Theile des Körpers ein kappenförmiger Hohlraum entsteht. Die Oberfläche des Kegels weist eine durch parallele Furchen hervorgerufene Querstreifung auf, die sich ohne Unterbrechung auch auf die gegenüberliegende Wandung des Hohlraumes fortsetzt. Gegenüber der Spitze des inneren Kegels, die übrigens bei dem Spiralkörper der Acanthometriden im Allgemeinen stärker zugespitzt zu sein pflegt als bei dem Parasiten von *Sticholonche*, befindet sich die Stelle, an welcher das erwachsene Thier beim Ausschlüpfen hindurchtritt. Hier vermindert sich plötzlich die Dicke der äußeren Schicht bedeutend, so dass ein konischer Fortsatz des den Zapfen umgebenden Hohlraumes entsteht. Eine Öffnung, wie HERTWIG (18, p. 21) sie an der Spitze des trichterförmigen Kanals vermuthet, ist nach meinen Schnittpräparaten jedoch augenscheinlich nicht vorhanden. Betrachtet man den Parasiten von der Spitze her, so bemerkt man im Umkreis der Austrittsöffnung eine radiäre Streifung (s. 18, Taf. III, Fig. 15). Dieselbe hat ihren Sitz in der äußeren Schicht des Körpers. Auch auf Längsschnitten findet man sie angedeutet, wie aus Fig. 31 und 32 ersichtlich ist. Diese Eigenthümlichkeit wird bei dem in *Sticholonche* vorkommenden Parasiten vermisst. Vielleicht stellt sie eine Einrichtung dar, die das Austreten des Parasiten erleichtert und steht so in Beziehung zu gewissen Erscheinungen, auf die ich weiter unten zurückkommen werde.

Während sich bei *Sticholonche* das Ausschlüpfen des Parasiten in der größeren Zahl der Fälle beobachten ließ, gelang mir dies, wie bereits erwähnt, bei Acanthometriden nur ganz vereinzelt. Der Process selbst spielt sich übrigens in beiden Fällen in der gleichen Weise ab. Wie bei *Sticholonche* beginnt auch bei den Acanthometriden der Vorgang damit, dass der innere Kegel des Parasiten mit seiner dicht unter der äußeren Schicht gelegenen Spitze an der

Austrittsstelle hervortritt. Mit dem weiteren Vorrücken des vorderen Körperendes geht eine Umstülpung des hinteren Abschnittes Hand in Hand, in Folge deren die Innenfläche des den Kegel bisher umgebenden Hohlraumes zur Außenfläche des freien Organismus wird. Die eigenartigen Lageverhältnisse des Thieres bringen es bei den Acanthometriden mit sich, dass scheinbar regelmäßig der Kern des Radiolars von dem austretenden Parasiten in sich aufgenommen wird. Die gleiche Erscheinung wurde bezüglich der Kapsel oder selbst des gesammten Protoplasmaleibes auch bei *Sticholonche* beobachtet, gehörte hier aber offenbar zu den Ausnahmen. In Folge des geschilderten Verhaltens bekommt der Körper des Acanthometriden-Parasiten beim Ausschlüpfen eine dickere, plumpere Gestalt als derjenige von *Sticholonche* und es scheint mir die Annahme naheliegend, dass die Strahlung im Umkreise der Austrittsöffnung bei ersterem auf eine Einrichtung zurückzuführen ist, die zur Erleichterung des Umstülpungsgeschäftes dient. Von weiteren auf das lebende Thier sich beziehenden Beobachtungen will ich nur noch erwähnen, dass ich in einem Falle bei einem ausschlüpfenden Individuum, ähnlich wie bei dem Parasiten von *Sticholonche*, eine Abschnürung des vorderen Körperendes erfolgen sah, das allein fortschwamm, während die andere Hälfte des Organismus im Wirthsthiere zurückblieb. Züchtungsversuche, die ich anstellte, blieben auch bei dem Parasiten der Acanthometriden wegen des schnellen Absterbens der Thiere erfolglos.

Was nun die Einzelheiten der Organisation des Parasiten betrifft, so existiren über diesen Punkt in der Litteratur nur spärliche Angaben von HERTWIG und KÖPPEN. Letzterer konstatirt (26, p. 422)[1], dass derselbe aus einem mehr oder weniger körnigen Protoplasma bestehe und einen Kern mit einem Nucleolus enthalte, sowie ferner, dass sein Körper durch Furchen, die mit Cilien besetzt seien, in 8—10 Segmente getheilt werde. Aus der von HERTWIG (18, p. 22) gegebenen Darstellung ist nur das Eine hervorzuheben, dass dieser Forscher an Zerzupfungspräparaten das Vorhandensein einer Membran feststellen konnte, die den inneren, kegelförmigen Theil des Parasiten überkleidet und deren Fortsetzung auf die gegenüber liegende Seite er richtig zu vermuthen scheint. Über die Anordnung der

[1] Die hier angezogene Stelle bezieht sich nicht, wie dort irrthümlich angegeben wird, auf den Parasiten von *Sticholonche* (*Amoebophrya sticholonchae*), sondern, wie aus KÖPPEN's Anmerkung auf p. 418 hervorgeht, auf den in Rede stehenden Organismus (*Amoebophrya acanthometrae*).

Furchen äußert sich HERTWIG in widersprechender Weise, indem er einerseits ihren Verlauf mit demjenigen der »Windungen eines aufgerollten Taues« vergleicht, also offenbar eine spiralige Ausbildung annimmt, andererseits aber wiederholt ihre »cirkuläre« Anordnung betont, die ihn an diejenige der Reifen eines Fasses erinnert. Ich selbst habe über die letztere Frage nicht zu völliger Klarheit gelangen können, glaube jedoch nicht annehmen zu sollen, dass in diesem Punkte ein Unterschied zwischen dem Parasiten von *Sticholonche* und dem der Acanthometriden besteht, sondern vermuthe, dass trotz der gegentheiligen Angabe KÖPPEN's auch im vorliegenden Falle die Furchen eine zusammenhängende Spirale bilden.

Wenn auch die Organisationsverhältnisse bei dem Parasiten von *Sticholonche* und demjenigen der Acanthometriden im Großen und Ganzen als ähnlich bezeichnet werden mussten, so lassen sich doch, abgesehen von den schon erwähnten, im Einzelnen noch eine Reihe von Abweichungen feststellen. Auf die schärfere Zuspitzung des vorderen Körperendes bei letzterem möchte ich nicht allzuviel Gewicht legen, da dieselbe auch bei manchen Individuen des *Sticholonche*-Parasiten beobachtet wird und, wie ein Blick auf die in Fig. 32 und 33 abgebildeten jugendlicheren Stadien lehrt, bei dem hier behandelten Thiere nicht ganz konstant ist. Weit auffallender ist die Verschiedenheit in der Form der zwischen den Furchen gelegenen Vorsprünge. Dieselben zeigen bei dem Spiralkörper der Acanthometriden an Längsschnitten durch denselben ein wechselndes Profil, indem sie bald als breite Dreiecke, bald als schmale spitze Zacken, bald als fingerförmige Aussackungen in den von dem unausgeschlüpften Thiere umschlossenen Hohlraum hineinragen. An dem mittleren kegelförmigen Körperabschnitt liegen die Vorsprünge bisweilen so dicht, dass sie sich fast wie Schuppen decken. Mit dem Alter des Thieres nimmt ihre Zahl zu; die Neubildung scheint am vorderen Ende des Kegels stattzufinden.

Das Protoplasma zeigt im Allgemeinen eine ähnliche Struktur wie bei dem Parasiten der *Sticholonche*, besitzt jedoch bisweilen, hauptsächlich in der dem Mittelpunkt des Wirthsthieres zugewendeten Körperhälfte, eine viel lockerere, vacuolisirte Beschaffenheit. An der Oberfläche des Kegels kann man bei vorgeschritteneren Stadien eine dünne klare Protoplasmaschicht unterscheiden, die bei stärkerer Vergrößerung eine deutliche Querstrichelung erkennen lässt. Im Inneren des Kegels traf ich bei verschiedenen Exemplaren eine kugelige vacuolenartige Bildung an (s. Fig. 32). Ein ähnlicher Zapfen,

wie man ihn bei dem Parasiten von *Sticholonche* an der Basis des Kegels entwickelt findet, konnte dagegen in keinem Falle beobachtet werden. Die äußere Körperoberfläche wird von einer ziemlich dicken Membran überkleidet, während die Wandungen des den Kegel umgebenden Hohlraumes von einem feinen Häutchen bedeckt sind. Der Hohlraum selbst ist von einem aus zarten Fasern bestehenden Netzwerk durchsetzt, welches die Wandungen mit einander verbindet. Die Kerne liegen auch hier wieder in den Vorsprüngen der Körperoberfläche, oftmals unmittelbar der Wandung an; ihr Durchmesser ist jedoch außerordentlich klein. Gewöhnlich betrug derselbe kaum 1 μ, selten 2 μ. In einzelnen Fällen, namentlich bei sehr jungen Exemplaren gelang es mir überhaupt nicht, Kerne aufzufinden. Das Plasma zeigte alsdann eine gleichmäßig dunklere Färbung, als ob das Chromatin in feinen Theilchen durch dasselbe vertheilt sei.

Bevor ich mich der Besprechung anderer Dinge zuwende, möchte ich noch auf einen Punkt aufmerksam machen, den ich bisher unerwähnt gelassen habe. Jeder, der den unausgeschlüpften Parasiten, namentlich an Längsschnitten, genauer untersucht, wird sich von dem Vorhandensein einer sehr zarten aber bei starker Vergrößerung deutlich erkennbaren Membran überzeugen, welche den Kern des Radiolars nebst der distal von ihm gelegenen, den Hohlraum einschließenden Körperpartie des Parasiten gegen das übrige Protoplasma abgrenzt. Auf der dem Mittelpunkt der Acanthometride zugekehrten Seite liegt die Membran der Kernoberfläche dicht an oder wird doch nur durch eine dünne Protoplasmaschicht von ihr getrennt. Von dort zieht sie sich nach der entgegengesetzten Seite, wo sie allmählich an die den Parasiten äußerlich umhüllende Membran herantritt. In Fig. 30, 31 u. 32 ist der Verlauf des Häutchens durch eine feine Linie angedeutet. Anfangs glaubte ich, dass die erwähnte zarte Membran die Grenze des Spiralkörpers gegen das Wirthsthier bezeichne, doch habe ich diese Ansicht aufgegeben, weil keinerlei Unterschied, weder in der Struktur noch in dem Verhalten Farbstoffen gegenüber zwischen dem auf der einen und dem auf der anderen Seite der Membran gelegenen Protoplasma besteht. Unter solchen Umständen ist die feine Membran oft nur schwer zu entdecken, doch dürfte sie wohl in keinem Falle fehlen. Bemerkenswerth ist auch noch eine andere Sache: dass trotz der vollständigen Umschließung seines Kernes durch den Parasiten, das betreffende Radiolar am Leben bleibt und sogar nicht einmal in seinem Wachsthum gehindert erscheint.

Über den frei gewordenen Parasiten habe ich meinen bisherigen Angaben nur noch Weniges hinzuzufügen. Nur in einem einzigen Falle gelang es mir, das ausgetretene Thier der weiteren Untersuchung zugänglich zu machen. Leider wurde auch dieses Exemplar noch in Folge eines unglücklichen Zufalles stark gequetscht. Da eine Abbildung von dem ausgeschlüpften Organismus überhaupt noch nicht gegeben worden ist, so habe ich das betreffende Individuum dennoch in Fig. 28 zur Darstellung gebracht. Im Inneren sieht man die Kernsubstanz des Wirthsthieres als unregelmäßig begrenzte Masse liegen. Die Furchen an der Oberfläche sind in Folge des Druckes nicht mehr zu erkennen; nur an den seitlichen Kontouren des Thieres findet man sie noch schwach angedeutet. Die Cilien, die in den Furchen stehen, sind stark entwickelt. Ihre Länge ist viel beträchtlicher als bei dem Parasiten von *Sticholonche*. Am hinteren Körperende bemerkt man das Vorhandensein eines in das Innere führenden kurzen Kanals. Ähnliche Hohlräume, wie man sie im Körper des ausgeschlüpften *Sticholonche*-Parasiten beobachtet, fehlen, gelangen hier, wie es scheint, überhaupt nie zur Ausbildung. Wendet man stärkere Vergrößerung an, so erblickt man am vorderen Körperende in der dünnen äußeren Protoplasmaschicht, die sich durch ihre klare, durchsichtige Beschaffenheit vor dem übrigen Körperplasma auszeichnet, eine sehr deutliche, in Fig. 29 wiedergegebene Querstrichelung.

Wie sich aus den vorstehenden Ausführungen ergiebt, handelt es sich bei dem Parasiten von *Sticholonche* und demjenigen der Acanthometriden um zwei ganz ähnliche Formen von Organismen und es ist weiter von Interesse, zu erfahren, ob bei Acanthometriden außer dem Spiralkörper auch noch jene anderen bei *Sticholonche* beobachteten Einschlüsse gefunden werden, die sich als rundliche, mit einem Kern versehene Bläschen darstellen. Fol sowohl wie Köppen geben — Beide jedoch vielleicht nur auf Grund der Angaben Hertwig's — das Vorkommen ähnlicher oder gar analoger Körper bei den betreffenden Radiolarien an, fügen jedoch keine Beschreibung derselben bei. Unter diesen Umständen dürfte es erwünscht sein, zu sehen, wie die von Hertwig (18, p. 23) geschilderten Bildungen beschaffen sind. Die Gebilde, die hier nur in Betracht kommen können, wurden bei vielkernigen Exemplaren von *Acanthometra Claparedei*, *Acanthostaurus purpurascens* und anderen Arten beobachtet. Es sind wurstförmige gekrümmte Körper, in deren homogener Grundmasse sich zahlreiche stärker gefärbte, von hellen Höfen umgebene,

Körperchen eingebettet finden. Die Körperchen sind durchschnittlich 1,5 μ groß und auf die konvexe Seite des wurstförmigen Gebildes beschränkt, wo sie in einer Schicht so dicht gedrängt liegen, dass sie nur durch dünne, von der Grundsubstanz gebildete Scheidewände getrennt werden[1].

So nahe hiernach — zumal da neben den erwähnten Bildungen gleichzeitig auch noch zahlreiche der gewöhnlichen kleinen Acanthometridenkerne vorgefunden wurden, — so nahe, sage ich, hiernach auch die Vermuthung liegen mag, dass die wurstförmigen Körper den bei *Sticholonche* vorkommenden Anhäufungen von Bläschen entsprechen, so scheint mir die Richtigkeit dieser Annahme doch nicht über jeden Zweifel erhaben zu sein. Ich selbst habe mich bei meinen Untersuchungen in der Hauptsache auf die einkernigen, einen Spiralkörper beherbergenden Individuen beschränkt und habe nur in einem Falle außer jenem kleine vereinzelt liegende Kügelchen angetroffen, die wohl mit den bei *Sticholonche* sich findenden manches Übereinstimmende zeigen, jedoch desswegen durchaus noch nicht mit ihnen identisch zu sein brauchen. Ich muss daher meinerseits die Frage noch offen lassen.

Über die systematische Stellung des bei Sticholonche und Acanthometriden sich findenden Parasiten (Spiralkörper) und die Natur der bläschenförmigen Einschlüsse dieser Thierformen.

Die Frage, wo der Parasit im System unterzubringen sei, lässt sich nicht mit einem Worte entscheiden, sondern erfordert einige Erwägung. Natürlich wird man die systematische Stellung, die man dem Thiere anzuweisen gedenkt, von dessen Organisationsverhältnissen abhängig zu machen haben, und bezüglich dieser stehen, wie schon erwähnt, zwei verschiedene Ansichten einander gegenüber. Nach der einen, von Korotneff vertretenen, handelt es sich um einen Organismus, dessen Körper aus einem zelligen Ektoderm und wenigen Entodermelementen besteht. Auf Grund hiervon rechnet Korotneff ihn zu den Metazoen. Er glaubt, dass derselbe »den Orthonectiden sehr nahe steht und möglicherweise ein Stadium ihrer Entwicklung darstellt«. Nach Köppen's Angaben dagegen, der den Parasiten als eine einkernige Bildung beschreibt, kann nur der

[1] Nach Hertwig's Ansicht bilden sich durch Zerfall der wurstförmigen Körper die vielen kleinen Nuclei der vielkernigen Stadien bei den Acanthometriden. Die gleiche Auffassung findet sich auch bei Haeckel (14, p. 6, Acantharia, Taf. I, Fig. 8).

Typus der Protozoen in Betracht kommen. Innerhalb dieses Thierkreises reiht er ihn der Gruppe der Suctorien ein.

Prüfen wir zunächst die Berechtigung der Auffassung KOROTNEFF's und sehen wir, in wie weit seine Ansicht mit der oben gegebenen Schilderung von dem Bau unseres Parasiten in Einklang zu bringen ist. Bezüglich des vermeintlichen Entoderms dürfte es nach den voraufgehenden Ausführungen feststehen, dass KOROTNEFF im Irrthum ist, dagegen könnte man im Hinblick auf die äußere Körperschicht wohl zweifelhaft sein, ob dieselbe nicht doch vielleicht ein zelliges Ektoderm darstelle; ja, jeder unbefangene Forscher würde sogar kaum umhin können, den in Fig. 11 wiedergegebenen Theil eines Schnittes durch die äußere Körperpartie eines unausgeschlüpften Parasiten von *Sticholonche* auf ein Epithel zu beziehen. Der Einwand, dass keine Zellgrenzen zu bemerken seien, würde nicht allzu sehr ins Gewicht fallen können, da ein sicherer Nachweis derselben in vielen Fällen selbst da schwer fällt, wo ihr Vorhandensein außer Frage steht. Mehr Bedenken gegen die epitheliale Natur der äußeren Körperschicht würde allerdings wohl die selbst bei gleichen Entwicklungsstadien stark wechselnde Größe der Kerne erwecken. Sucht man nach weiteren Stützen für KOROTNEFF's Ansicht, so ließe sich noch auf das beim Zusammentreffen mit irgend welchen Hindernissen erfolgende Zerfallen des frei gewordenen Parasiten hinweisen. Dieser Vorgang erinnert entfernt an eine Erscheinung, welche JULIN (20, p. 13 u. 14, Taf. I, Fig. 4—7) bei Orthonectidenmännchen beobachtete, dass nämlich die Spermatozoen durch Loslösung der oberflächlichen Zellen des Thieres frei wurden. Ich hätte vielleicht auf die Anführung dieses Punktes verzichten können, da es sich offenbar nur um eine rein äußerliche Ähnlichkeit handelt, doch gewinnt die erwähnte Erscheinung für den vorliegenden Fall an Interesse, wenn man an die Auffassung FOL's denkt, nach welcher der austretende Spiralkörper eine Spermatophore des Thieres darstellt, in welchem er sich entwickelt.

Ich muss gestehen, dass ich anfänglich selbst an die Vielzelligkeit des Parasiten geglaubt und mir unter demselben ein eigenthümliches, durch parasitäre Lebensweise stark rückgebildetes Metazoon vorgestellt habe, das vielleicht innerhalb eines neuen Wirthes zu einer höheren Organisationsstufe gelange, doch erscheint mir heute die Richtigkeit dieser Annahme so wenig wahrscheinlich, dass ich von derselben vollständig zurückgekommen bin und *Amoebophrya* als zweifelloses Protozoon ansehe.

Betrachten wir nun einmal die von KÖPPEN vertretene Ansicht etwas genauer. KÖPPEN deutet bekanntlich die im Inneren des unausgetretenen Parasiten gelegene kegelförmige Partie desselben als den durch innere Knospung entstandenen »Embryo« der Suctorie, der von dem mütterlichen Organismus umhüllt werde. Das Freiwerden des Sprösslings kann nun, wie KÖPPEN meint, auf zweierlei Art und Weise vor sich gehen: wie bei *Dendrocometes paradoxus* oder wie bei *Tokophrya*. Bei ersterer Species erfolgt nach den Untersuchungen BÜTSCHLI's (4) und PLATE's (30) die Trennung der Knospe von dem Mutterthiere nicht innerhalb der Bruthöhle, sondern außerhalb derselben, nachdem die Knospe durch die Geburtsöffnung hindurchgetreten ist und sich dadurch aus einer inneren in eine äußere umgewandelt hat. KÖPPEN überträgt diese Verhältnisse in etwas modificirter Form auf seine *Amoebophrya* und glaubt, dass unter gewissen Umständen, wo der mütterliche Theil des Suctorienkörpers stark geschwächt sei und seine Kontraktilität verloren habe, der austretende Sprössling sich nicht abtrenne, sondern das Mutterthier umstülpe und als hinteres Körperende mit sich fortnehme. — Bei *Tokophrya quadripartita* schnürt sich nach BÜTSCHLI (3) die Knospe schon innerhalb der Bruthöhle vom mütterlichen Organismus ab. Dieser Vorgang vollzieht sich, wie KÖPPEN berichtet, bei dem zweiten Modus der Schwärmerbildung von *Amoebophrya*. In diesem Falle bleibe der Embryo nur auf einer kurzen Strecke mit dem Mutterthiere in Verbindung, bis schließlich der Zusammenhang durch die Bewegungen der Knospe unterbrochen werde und diese unter Zurücklassung des mütterlichen Organismus frei werde. Rücksichtlich der Veränderungen des Kernes bei der Knospenbildung giebt KÖPPEN an, dass ein Theil desselben sich abtrenne und den Kern des Sprösslings bilde. Während der Theilung werde der Kern fibrillär, wie man dies auch bei anderen Suctorien beobachte. Weiter erwähnt KÖPPEN, dass bisweilen zwei Knospen in demselben Individuum zu finden seien. Er führt diese Erscheinung auf eine Zweitheilung des Embryo zurück. Endlich weiß KÖPPEN auch noch über Tentakelbildung bei dem frei gewordenen Parasiten zu berichten. In einem Falle sah er, wie der aus einer Acanthometride ausgetretene Organismus nach einiger Zeit freien Umherschwimmens unbeweglich wurde. Seine Cilien verschwanden, eben so verwischten sich die Furchen allmählich vollkommen. In seinem Inneren zeigten sich kontraktile Vacuolen, während an einer Stelle der Körperoberfläche kurze und sehr zarte Tentakeln auftraten. Die letzteren verschwanden jedoch bald wieder,

ohne eine Spur zu hinterlassen. Dann wurde die Körperform unregelmäßig und der Organismus begann langsame, amöboide Bewegungen auszuführen[1].

Was die von KÖPPEN geschilderten Vorgänge beim Freiwerden des Parasiten betrifft, so habe ich, wie erinnerlich, die erwähnten Verschiedenheiten vollkommen bestätigen können. Dagegen hat der russische Gelehrte im Hinblick auf die Kernverhältnisse sich bei seinen Angaben offenbar allzusehr durch die bei verschiedenen Suctorien gemachten Beobachtungen leiten lassen. Wenigstens bin ich bei meinen Untersuchungen zu durchaus anderen Resultaten gelangt.

Trotz der abweichenden Kernverhältnisse aber glaube ich dennoch, dass man bezüglich der Frage nach der systematischen Stellung des Parasiten zu dem gleichen Schlusse wie KÖPPEN kommen muss. Ich sehe dabei ganz ab von der von KÖPPEN beobachteten Ausbildung von Tentakeln bei dem ausgeschlüpften Thiere. Wenn auch im Zusammenhange mit den übrigen Thatsachen diese Notiz höchst beachtenswerth ist, so möchte ich der einzelnen Beobachtung doch keine allzugroße Bedeutung beimessen.

Gehen wir von dem frei gewordenen Thiere aus, so fällt schon bei oberflächlicher Betrachtung die Ähnlichkeit auf, die dasselbe in seiner äußeren Gestalt mit den Schwärmern gewisser Suctorienarten aufweist. Ich erinnere z. B. an die von MAUPAS (28) unter dem Namen *Acineta foetida* beschriebene Species. Die Schwärmer dieser gleichfalls marinen Art besitzen eine längliche, gestreckte Körperform und sind am vorderen Ende zugespitzt. Die Cilien stehen in Querfurchen, die in schräger Richtung zur Längsachse um den Körper herumlaufen und zwischen denen die Körperoberfläche wulstig vorgewölbt ist. Wie es scheint, bilden auch in diesem Falle die Furchen eine einzige Spirale, denn, wenngleich MAUPAS bei seinen ersten Untersuchungen (in Roscoff) fünf geschlossene Ringe zu erkennen glaubte, die den Körper in sechs nach hinten an Breite zunehmende Segmente zerlegen, so erweckten ihm, wie er angiebt, doch später (in Algier) die Furchen den Eindruck einer zusammen-

[1] Ein anderes Mal beobachtete KÖPPEN, wie der Embryo in zwei Theile zerfiel, von denen der eine aus granulirtem Protoplasma mit mehreren kontraktilen Vacuolen, der andere aus einem klareren, homogenen Protoplasma bestand. Bald nach der Trennung vereinigten sich jedoch die beiden Theilstücke wieder. Dieser Vorgang trägt so deutlich den Stempel des Abnormen, dass ich mich darauf beschränke, denselben hier nur anmerkungsweise zu erwähnen.

hängenden Spirale. MAUPAS hält es für nicht ausgeschlossen, dass beide Arten der Ausbildung neben einander bestehen, doch bin ich eher geneigt, für den ersten Fall eine Täuschung anzunehmen, deren Möglichkeit übrigens MAUPAS selbst zugiebt.

Bezüglich der inneren Organisation kommen nur die Vacuolen- und Kernverhältnisse in Frage.

Die kontraktilen Vacuolen sind ein weit verbreiteter Bestandtheil des Suctorienkörpers und finden sich auch bei den Schwärmern derselben in der Einzahl oder zu mehreren vor. Nach KÖPPEN trifft man solche regelmäßig bei dem ausgeschlüpften Spiralkörper an, während sie bei dem im Wirthsthiere eingeschlossenen Organismus nur sehr selten zu beobachten sein sollen. Obgleich ich nie Gelegenheit hatte, ein »Pulsiren« direkt zu beobachten, so glaube ich doch, dass man die kugeligen Hohlräume, die man hin und wieder bei unausgeschlüpften Thieren in dem Plasma des inneren kegelförmigen Körperabschnittes findet (s. Fig. 32), als kontraktile Vacuolen anzusehen hat. Dagegen scheint mir diese Deutung für die bei frei gewordenen Individuen zu beobachtenden verschieden gestalteten Hohlräume nicht sehr wahrscheinlich. Übrigens würde, wie ich noch hinzufügen will, ein eventuelles Fehlen kontraktiler Vacuolen noch nicht als ausschlaggebend gegen die Suctoriennatur einer Thierform anzuführen sein, da es unter den marinen Suctorien auch sonst noch Fälle giebt, in denen es nicht gelang, ihr Vorhandensein festzustellen.

Die röhrenförmige Einstülpung am hinteren Körperende, die sich namentlich bei vorgeschritteneren Entwicklungsstadien des Parasiten findet, lässt sich gut mit ähnlichen Bildungen vergleichen, wie sie HERTWIG (16) an den Schwärmern von *Podophrya* (*Ephelota*) *gemmipara* und STEIN (35) an denjenigen einer anderen, von ihm als *Vorticella microstoma* Ehbg. bezeichneten Suctorienart entdeckte. Bei der erstgenannten Form ist die Einstülpung, wenigstens in dem der Ausmündung zunächst gelegenen Abschnitt, bewimpert. In dem zweiten Falle handelt es sich um einen einfachen, geschlängelten, blind endenden Kanal. Auch außerdem ließen sich, wenn man wollte, noch Beispiele aus der Litteratur anführen.

Eine bedeutendere Abweichung in der Organisation besteht augenscheinlich nur in Bezug auf die Kernverhältnisse. Während bei den nahe verwandten Ciliaten durch die Untersuchungen von MAUPAS (29), GRUBER (9—12), und Anderen eine nicht geringe Zahl von viel-

kernigen Arten[1] bekannt geworden ist, von denen einzelne sogar eine gewisse Gesetzmäßigkeit in der Anordnung der bisweilen in unzählbarer Menge vorhandenen Nuclei erkennen lassen, ist innerhalb der Gruppe der Suctorien eine Vielkernigkeit doch nur als vorübergehender Zustand, hervorgerufen durch Zerfall des primären Nucleus nach voraufgegangener Konjugation, beobachtet worden. Derartige Fälle können hier jedoch nicht zum Vergleich herangezogen werden und so würde rücksichtlich dieses Punktes die *Amoebophrya* allerdings eine isolirte Stellung unter den Suctorien einnehmen. Da die jüngeren Stadien des Thieres aber nicht untersucht sind, so ist immerhin die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass in der frühesten Jugend nur ein einziger größerer Kern vorhanden ist. Vielleicht besitzt dieser eine ähnlich verzweigte Gestalt, wie man sie bei den Kernen zahlreicher Suctorien-Arten beobachtet. Bei dieser Annahme ließe sich auf die stäbchenähnliche Form der Kerne junger Individuen hinweisen, die man sich wohl durch Zerschnürung eines größeren verästelten Nucleus entstanden denken könnte.

Auf die Übereinstimmung, die der unausgeschlüpfte Parasit mit einer fruktificirenden, durch innere Knospung sich fortpflanzenden Suctorie zeigt, hat Köppen bereits hingewiesen, doch weiß ich nicht, ob nicht in einem Punkte die besonderen Verhältnisse des Parasiten eine modificirte Deutung erfordern. Ich glaube nämlich kaum, dass man die innere kegelförmige Partie des Thieres als Knospe auffassen darf; vielmehr bin ich der Meinung, dass jene nur das vordere Körperende des Parasiten darstellt, welches sich allerdings unter besonderen Umständen einmal abschnüren und selbständig davonschwimmen kann. Ich stütze meine Ansicht auf die Thatsache, dass man bei allen Individuen, selbst in den jugendlichsten Stadien, den kegelförmigen Abschnitt entwickelt findet. Ich möchte das Freiwerden des Parasiten am ehesten mit der bei Suctorien vorkommenden gelegentlichen Umwandlung des ganzen Individuums in einen Schwärmer vergleichen, wie sie bei *Asellicola digitata* und *Dendrocometes paradoxus* festgestellt werden konnte. Hier pflegt nach Plate (31, p. 152; 30, p. 178 u. 189) die erwähnte Erscheinung dann aufzutreten, wenn die Thiere durch Häutung des Wirthes, dem sie aufsitzen (*Asellus, Gammarus*), zu einer Ortsveränderung ge-

[1] Bütschli (5) äußert Bedenken, ob es sich bei den betreffenden Formen wirklich überall um einzelne isolirte Kernchen, oder nicht vielleicht mehr oder minder häufig um einen rosenkranzförmigen Kern handle, bei welchem die feinen Verbindungsfäden übersehen seien.

zwungen sind. Der Vorgang vollzieht sich in der Weise, dass sämmtliche Stadien der Knospenbildung durchlaufen werden, dass aber schließlich die Knospe nicht zur Ablösung gelangt, sondern bei ihrem Austritt das Plasma des mütterlichen Organismus ganz oder mit Ausnahme eines kleinen zurückbleibenden Restes mit sich fortnimmt. Ein Unterschied würde nur darin bestehen, dass in den von mir angezogenen Fällen das Ausschlüpfen eine Folge des Eintritts ungünstiger Lebensbedingungen ist, während der ganz ähnliche Process bei *Amoebophrya*, wenn auch durch letztere beschleunigt, doch ein vollkommen normaler Vorgang zu sein scheint. Dass bei der erwähnten Abschnürung des vorderen Körperendes für unseren Parasiten nebenbei auch Fortpflanzungsvorgänge mit ins Spiel kommen, will ich nicht in Abrede stellen. Es ist sogar wahrscheinlich, dass der abgetrennte Theil in seinem weiteren Verhalten einem vollständigen Individuum gleicht und dass die zurückbleibende Hälfte die verloren gegangene durch Neubildung ersetzt. Immerhin stellt nach meiner Auffassung der Vorgang einen Ausnahmefall dar, über den auch FOL nichts zu berichten weiß, obgleich er das Austreten des Parasiten zu wiederholten Malen beobachtet hat. Mehr Bedeutung für die Fortpflanzung scheint mir wegen der größeren Zahl der entstehenden Individuen der andere Vorgang zu haben, dass vor oder bei seinem Austritt aus dem Wirthe der Parasit bisweilen in eine Anzahl selbständiger Theilstücke zerfällt. Derartige Fälle sind bei den Suctorien mehrfach beschrieben worden. Am ähnlichsten habe ich die Verhältnisse bei der schon einmal zum Vergleich herangezogenen *Acineta foetida* geschildert gefunden. Auch hier sollen nach MAUPAS' Meinung die wiederholt bis zu vieren in einer Bruthöhle angetroffenen Schwärmer durch Theilung eines einzigen größeren Embryo entstehen. Die Abbildung, die MAUPAS (28, Taf. XIX, Fig. 6) von einem solchen Individuum giebt, erinnert so sehr an Zustände, wie man sie gelegentlich bei *Sticholonche* beobachtet, dass man fast versucht sein könnte, die vier Sprösslinge im Inneren des Thieres für die Theilstücke eines *amoebophrya*-ähnlichen in der Acinete lebenden Organismus zu halten. Allerdings ist die Ähnlichkeit nur eine rein äußerliche, denn die Schwärmer von *Acineta foetida* sind einkernig und außerdem konnte MAUPAS die Betheiligung des Kernes der Suctorie an der Ausbildung derselben feststellen.

Nach alle dem Gesagten trage ich kein Bedenken mehr, unsern Parasiten der Gruppe der Suctorien einzureihen und somit auch den Gattungsnamen, den KÖPPEN dem Thiere im Hinblick auf seine

systematische Stellung gegeben, weiterhin beizubehalten. Eben so erscheinen mir die zwischen dem Parasiten von *Sticholonche* und demjenigen der Acanthometriden bestehenden Unterschiede ausreichend, um mit Köppen die beiden Formen als selbständige Arten — *Amoebophrya sticholonchae* und *A. acanthometrae* — von einander zu trennen. Es bliebe jetzt nur noch die Frage zu erörtern, in welcher Weise wohl der Entwicklungsgang des Parasiten verläuft.

Köppen will in einem Falle das Eindringen eines Parasiten bei *Sticholonche* beobachtet haben. Dieser Vorgang soll sich in der Weise vollzogen haben, dass nachdem der erstere mit seinem Wirthsthiere in Berührung gekommen, er sich langsam in dessen Plasma eingesenkt und sich schließlich vollständig in dasselbe eingebettet habe. Über das Aussehen des Thierchens vor oder nach dem Eindringen macht Köppen leider keinerlei Angabe. Es ist jedoch wohl als ausgeschlossen zu betrachten, dass es sich hierbei um ein so weit vorgeschrittenes Entwicklungsstadium gehandelt haben könne, wie es der ausgeschlüpfte Parasit oder selbst Theilstücke desselben darstellen; denn, wie die Befunde lehren, muss die Infektion durch allerfrüheste Jugendzustände erfolgen.

Ich stelle mir den Entwicklungsgang für *Amoebophrya* komplicirter vor. Nach Allem, was bis jetzt über diese interessante Thierform bekannt geworden ist, vermuthe ich Folgendes: Nachdem der Parasit innerhalb des Wirthsthieres seine vollständige Ausbildung erlangt hat, schlüpft er — bisweilen unter Zerfall in mehrere Theilstücke — aus, um nach einiger Zeit freien Umherschwärmens sich in eine festsitzende, tentakeltragende Suctorie umzuwandeln. Wo die Anheftung geschieht, ob der schwärmerähnliche Organismus den Meeresboden aufsucht oder ob er bei irgend einem anderen pelagischen Wesen ein neues Unterkommen findet, ist fraglich. Suctorien-Arten, die auf der äußeren Körperoberfläche oder in inneren Hohlräumen anderer Thierformen leben, sind genug bekannt und es würde die letztere Annahme an Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn es gelingen sollte, mit *Amoebophrya* inficirte Sticholonchen oder Acanthometriden auch auf hoher See zu beobachten. In diesem Entwicklungsstadium, das, wie gesagt, durch den Besitz von Tentakeln ausgezeichnet ist, findet eine Fortpflanzung durch (innere oder äußere) Knospung statt. Die jungen Schwärmer sind es, welche nach ihrem Freiwerden in Sticholonchen oder Acanthometriden einwandern. Mit dem Ausschlüpfen des Spiralkörpers würde der Cyclus von Neuem beginnen.

Sollten derartige Verhältnisse für unsern Parasiten wirklich bestehen, so dürfte man daraus vielleicht auf das Vorhandensein näherer Beziehungen zu der Gattung *Ophryodendron* schließen. Bei den Arten dieses Suctoriengenus, die gleichfalls Meeresbewohner sind, kommen zwei verschieden gestaltete Formen von Individuen vor: sogenannte rüsseltragende und rüssellose (wurm- oder flaschenförmige) Thiere. Die Beziehungen zwischen den beiden Formen von Individuen sind noch nicht genügend aufgeklärt. Das Eine scheint mir durch die Untersuchungen von CLAPARÈDE und LACHMANN (6), WRIGHT (37), HINCKS (19), FRAIPONT (8), GRUBER (10) u. A. sichergestellt, dass die wurmförmigen Thiere durch äußere Knospung an den tentakelführenden entstehen. Ob aber, wie man nach den Angaben von CLAPARÈDE und LACHMANN (l. c.), KENT (23), FRAIPONT (l. c.) und GRUBER (l. c.) vermuthen könnte, die ersteren Entwicklungszustände der letzteren sind, oder ob ein wirklicher Dimorphismus der Individuen vorliegt, wie HINCKS (l. c.) annimmt, ist zur Zeit noch eine offene Frage[1]. Außer den durch äußere Knospung erzeugten wurmförmigen Individuen, die sich nach ihrer Loslösung vom rüsseltragenden Mutterthier in dessen Nähe festsetzen, werden nach CLAPARÈDE und LACHMANN (l. c.) und WRIGHT (l. c.) auch noch durch innere Knospung Schwärmer gebildet. WRIGHT giebt an, dass sich diese Schwärmer zu rüsseltragenden Thieren entwickeln.

Es wäre an und für sich nicht undenkbar, dass das Spiralkörperstadium der *Amoebophrya* dem Stadium der wurmförmigen Individuen von *Ophryodendron* entspricht; doch ich will mich hier nicht weiter in Vermuthungen ergehen, die bei dem Mangel irgend welcher direkten Beobachtungen in der Luft schweben würden und mich auf das Gesagte beschränken. Weiterer Forschung bleibt es vorbehalten, alle fraglichen Punkte aufzuklären.

Zum Schlusse bleibt noch die Frage nach der Natur der bläschenförmigen Bildungen zu erörtern. Abgesehen von HERTWIG,

---

[1] Der Vollständigkeit wegen möge hier noch erwähnt sein, dass v. KOCH (25) die von anderen Autoren als Knospung gedeutete Erscheinung als Kopulation zweier dimorpher Individuen auffasst. Diese Ansicht erscheint jedoch aus verschiedenen Gründen, die bereits von anderer Seite aus einander gesetzt worden sind, unhaltbar. — Auch als Parasiten sind die wurmförmigen Individuen in Anspruch genommen worden. So betrachtet z. B. ROBIN (34), dem es nicht gelang, einen Kern in ihrem Inneren nachzuweisen, dieselben als parasitisch lebende Wurmlarven unbekannter Zugehörigkeit, eine Auffassung, deren Unhaltbarkeit sich schon aus den voraufgegangenen genaueren Untersuchungen Anderer ergiebt.

dessen Ansicht hierüber bereits weiter oben mitgetheilt wurde, haben nur FOL und KÖPPEN Angaben über diesen Gegenstand gemacht. FOL konstatirt bezüglich *Sticholonche* (7, p. 20), dass es sich bei dem Spiralkörper einerseits und den Bläschen andererseits um zwei selbständige Bildungen handle, in welche sich die Individuen gleichmäßig theilen und zwischen denen keinerlei Übergang bestehe. FOL neigt der Ansicht zu, dass man es hier mit sexuell differenzirten Fortpflanzungsprodukten der *Sticholonche* zu thun habe, wobei er die Bläschen als eiartige Keime, den cilienbesetzten Spiralkörper als eine Art von Spermatophore deutet. Auf Grund dieser Vermuthung versuchte FOL sogar künstlich Befruchtung zu erzielen, doch verlief das Experiment resultatlos. Die Unhaltbarkeit der Annahme FOL's wird übrigens auch schon durch die Thatsache erwiesen, dass bei der Entstehung beider Arten von Bildungen der Kern der *Sticholonche* unbetheiligt bleibt. Nach KÖPPEN's Auffassung stellen die Haufen von Kügelchen nur ein bestimmtes Stadium des Parasiten dar, der sich bald in dieser Form, bald als Spiralkörper dem Beobachter darbiete. KÖPPEN kommt zu dem Schlusse, dass die »globules clairs« die Fortpflanzungsprodukte der *Amoebophrya* seien. Ihre Entstehung stellt er sich in der Weise vor, dass die Ausbildung des Spiralkörpers auf einer mehr oder minder vorgeschrittenen Entwicklungsstufe zum Stillstand gelange. Durch Zerfall des Kernes entständen zahlreiche kleine Kerne, die sich mit einer hellen Substanz und einer Membran umgäben. Im Inneren der Bläschen vollziehe sich eine weitere Vermehrung durch Ausbildung einer Reihe von Kugelgenerationen. Die von KÖPPEN als eine Art Sporen gedeuteten Bildungen würden Anfangs noch von den Plasmaresten des mütterlichen Organismus umschlossen; später zerfalle der Körper des Mutterthieres, so dass die Bläschen sich nunmehr direkt in der Leibessubstanz der *Sticholonche* eingelagert fänden. In einem Falle giebt KÖPPEN an, das Austreten eines amöboiden Körpers aus einer solchen Cyste gesehen zu haben. Beobachtungen über die weiteren Schicksale desselben wurden jedoch nicht gemacht. Bezüglich der Entstehungsweise der Bläschen giebt KÖPPEN noch an, dass auch FOL im Inneren des Spiralkörpers die jugendlichen Stadien derselben gefunden, die bestehenden Beziehungen zu den frei in der *Sticholonche* sich findenden jedoch nicht erkannt habe.

Ich muss hierzu bemerken, dass sowohl nach FOL's wie auch nach meinen eigenen Beobachtungen die von KÖPPEN vertretene Auffassung sich mit den bestehenden Thatsachen nicht recht in Einklang

bringen lässt. Was zunächst den Ursprung der Bläschen betrifft, so kann ich KÖPPEN's Interpretation der Angaben FOL's nicht beistimmen. FOL betont sogar ausdrücklich die scharfe Trennung, die zwischen beiden Arten von Einschlüssen bei *Sticholonche* besteht. Ich selbst habe auch nie ein Übergangsstadium, wie KÖPPEN es erwähnt, gesehen: einen Spiralkörper, der in seinem Inneren die in Rede stehenden Kügelchen enthalten hätte[1]. Vielmehr sieht man sowohl Bläschenhaufen wie Spiralkörper aus minimalen Anlagen selbständig sich entwickeln. Schließlich wäre auch noch anzuführen, dass ein derartiger Fortpflanzungsmodus, wie KÖPPEN ihn für *Amoebophrya* annimmt, kein Analogon innerhalb der Gruppe der Suctorien besitzen würde.

Meine Meinung betreffs der Bläschen geht dahin, dass man in denselben kleine parasitäre Organismen vor sich hat. Obgleich diese Möglichkeit auch von KÖPPEN zugestanden wird, so lassen doch seine Ausführungen keinen Zweifel darüber, dass er diese Annahme für die unwahrscheinlichere hält. Auch würde KÖPPEN, entsprechend seiner Ansicht über die nahen Beziehungen zwischen Spiralkörper und Bläschen, diese als Parasiten des ersteren aufgefasst wissen wollen, während ich sie in ein direktes Verhältnis zu der *Sticholonche* resp. Acanthometride bringen möchte. Für die Erscheinung, dass man meistens nur eine Form der beiden Arten von Einschlüssen bei demselben Wirthsthiere antrifft, giebt schon FOL eine ganz befriedigende Erklärung, indem er annimmt, dass das Vorhandensein einer der beiden Bildungen die Entwicklung der anderen bei dem inficirten Thiere verhindert.

Bonn, im Mai 1897.

Nachschrift.

Nachdem ich die Untersuchungen, über deren Resultate ich im Vorstehenden berichtet habe, bereits abgeschlossen hatte, unterwarf ich die Präparate einer nochmaligen Durchsicht. Die Mühe war bei der großen Zahl der Schnittserien und der geringen Größe des Objekts keine kleine, doch wurde sie belohnt durch die Auffindung einiger weniger (drei) einkernigen Individuen der *Amoebophrya sticholonchae*, die bisher meiner Beachtung entgangen waren. Wenn ich

[1] S. Citat auf p. 149.

mich auch einerseits freue, dadurch bezüglich der Kernverhältnisse des Parasiten in einen weniger schroffen Gegensatz zu KÖPPEN's Angaben zu treten, so kann ich doch auf der anderen Seite meine Bedenken, ob KÖPPEN wirklich einkernige Individuen vor sich gehabt hat, nicht unterdrücken. Denn, wollte man annehmen, dass KÖPPEN richtig beobachtet hat, so müsste man schon von der unwahrscheinlichen Voraussetzung ausgehen, dass gelegentlich das Verhältnis zwischen einkernigen und mehrkernigen Individuen geradezu ein umgekehrtes ist, als ich es bei meinen Untersuchungen in Neapel angetroffen. Im Vergleich mit den vielkernigen stellten hier die einkernigen Exemplare Seltenheiten dar. Ich verzichte darauf, aus den mehr oder minder unsicheren einschlägigen Angaben der früheren Autoren (s. p. 147 u. 148) eine Bestätigung für meine Ansicht herleiten zu wollen; dagegen möchte ich noch auf einen Punkt hinweisen, der mir hier Erwähnung zu verdienen scheint, dass ich nämlich in keinem Falle einen ausgeschlüpften Parasiten gesehen habe, der nur einen einzigen großen Kern besessen hätte. Für einen solchen Organismus wäre eine Fortpflanzung durch simultanen Zerfall in mehrere Theilstücke, wie ich sie für *Amoebophrya sticholonchae* oben wahrscheinlich zu machen suchte, undenkbar, da nur eines der Theilstücke mit einem Kerne ausgestattet, die übrigen dagegen kernlos sein würden. Ferner muss ich bemerken, dass bei keinem der drei von mir beobachteten einkernigen Individuen der Kern irgend welche Anzeichen der Theilung, wie KÖPPEN sie bei der Embryobildung beobachtet haben will, erkennen ließ.

Das Vorkommen einkerniger Individuen neben vielkernigen ist desswegen besonders bemerkenswerth, weil es sich bei ersteren nicht etwa um kleine, noch jugendliche Thiere handelt, vielmehr waren die kleinsten Exemplare, welche ich beobachtete, sämmtlich mit mehreren Kernen versehen (s. Fig. 12 u. 13). Meine drei einkernigen Amoebophryen sind Thiere von mittlerer Größe. Die Körperform ist im Großen und Ganzen die gleiche wie bei den vielkernigen Individuen, doch ist der innere Theil voluminöser entwickelt und besitzt statt der konischen Gestalt eine mehr kugelige Form. In Folge davon ist auch der Zwischenraum, der die kompakte innere Körperpartie von der dünnen umhüllenden trennt, wesentlich kleiner als sonst. Endlich ist noch zu erwähnen, dass die Furchen, resp. die zwischen ihnen gelegenen Vorwölbungen, nicht so deutlich wie bei den vielkernigen Individuen hervortreten. Der große, länglich runde Kern liegt im Mittelpunkt des Thieres. Sein größter Durchmesser wurde

auf 8—10 μ festgestellt. Er besitzt eine deutlich erkennbare Membran. Die chromatische Substanz bildet ein grobes Maschenwerk, dessen Zwischenräume mit Kernsaft erfüllt sind (s. Fig. 34).

Über die weiteren Schicksale der einkernigen Individuen kann ich keinerlei Angaben machen. Dass dieselben eben so wie die vielkernigen als bewimperte Körper das Wirthsthier verlassen, glaube ich aus verschiedenen Gründen nicht annehmen zu sollen.

Da nach Lage der Dinge Manches unaufgeklärt bleiben musste, in mehrfacher Beziehung jedoch eigenartige Verhältnisse vorliegen, so wäre zu wünschen, dass erneute Untersuchung bald weitere Aufklärung über die behandelten interessanten Thierformen brächte.

Litteraturverzeichnis.

1. E. G. Balbiani, Sur la structure et la division du noyau chez la *Spirochona gemmipara.* Annales de Microgr. T. VII. 1895. p. 241—260; 289—312. Taf. I u. II.
2. K. Brandt, Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoëen) des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Monographie XIII. 1885.
3. O. Bütschli, Über die Entstehung des Schwärmsprösslings der *Podophrya quadripartita* Clp. u. Lchm. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. X. N. F. Bd. III. 1876. p. 287—309. Taf. IX.
4. Derselbe, Über den *Dendrocometes paradoxus* Stein, nebst einigen Bemerkungen über *Spirochona gemmipara* und die kontraktilen Vacuolen der Vorticellen. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII. 1877. p. 49—67. Taf. VI.
5. Derselbe, Die Protozoen. Bronn's Klassen und Ordnungen. Bd. I. Leipzig 1880—1889.
6. E. Claparède u. J. Lachmann, Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. Mémoires de l'Institut National Genevois. Tome VII. 1861.
7. H. Fol, Sur le *Sticholonche zanclea* et un nouvel ordre de Rhizopodes. Extrait des Mémoires de l'Institut Nat. Genevois. Tome XV. Genève 1883.
8. J. Fraipont, Recherches sur les Acinétiniens de la côte d'Ostende. Bull. Acad. roy. des sciences etc. de Belgique. 2. Série. Tome XLIV. 1877. p. 770—814. Taf. I u. II.
9. A. Gruber, Über Kern und Kerntheilung bei den Protozoen. Diese Zeitschrift. Bd. XL. 1884. p. 121—153. Taf. VIII u. IX.
10. Derselbe, Die Protozoen des Hafens von Genua. Nova Acta d. ksl. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf. Bd. XLVI. 1884. p. 473—539. Taf. VII bis XI.
11. Derselbe, Über vielkernige Protozoen. Biol. Centralbl. Bd. IV. 1885. p. 710 bis 717.
12. Derselbe, Weitere Beobachtungen an vielkernigen Infusorien. Ber. der naturf. Gesellsch. Freiburg i. B. Bd. III. 1888. p. 57—70. Taf. VI u. VII.

13. E. Haeckel, Report on the Radiolaria collected by H. M. S. Challenger 1873—1876. Report on the scientific results. Zoology. Vol. XVIII. 1887.
14. Derselbe, Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). 3. u. 4. Theil (Acantharien und Phaeodarien). Berlin 1888.
15. O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893.
16. R. Hertwig, Über *Podophrya gemmipara* nebst Bemerkungen zum Bau und zur systematischen Stellung der Acineten. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876. p. 20—82. Taf. I u. II.
17. Derselbe, Studien über Rhizopoden. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XI. N. F. Bd. IV. 1877. p. 324—348. Taf. XIX u. XX.
18. Derselbe, Der Organismus der Radiolarien. Jena 1879.
19. Th. Hincks, On the Protozoon *Ophryodendron abietinum* Clap. and Lachm. Quart. Journ. micr. science. New Series. Vol. XIII. 1873. p. 1—9. Taf. I.
20. Ch. Julin, Contribution à l'histoire des Mésozoaires. Recherches sur l'organisation et le développement embryonnaire des Orthonectides. Arch. de Biologie. Vol. III. 1882. p. 1—54. Taf. I—III.
21. Derselbe, Structure et développement des glandes sexuelles, ovogenèse, spermatogenèse et fécondation chez *Styelopsis grossularia*. Bull. scientif. de la France et de la Belgique. T. XXV. 1893. p. 93—154.
22. G. Karsten, Über Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei *Psilotum triquetrum*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XI. 1893. p. 555 bis 562. Taf. XXIX.
23. W. S. Kent, A manual of the Infusoria. Vol. II. London 1881—1882.
24. J. Keuten, Die Kerntheilung von *Euglena viridis* Ehrenberg. Diese Zeitschr. Bd. LX. 1895. p. 215—235. Taf. XI.
25. G. v. Koch, Zwei Acineten auf *Plumularia setacea* Ellis. Jena 1876.
26. N. Köppen, *Amoebophrya Stycholonchae* nov. gen. et sp. (»Corps spiral« de Fol). Zool. Anz. XVII. Jahrg. 1894. p. 417—424.
27. A. Korotneff, Zoologische Paradoxen. Diese Zeitschr. Bd. LI. 1891. p. 613 bis 628. Taf. XXX—XXXII.
28. E. Maupas, Contribution à l'étude des Acinétiens. Arch. zool. expérim. et générale. Tome IX. 1881. p. 299—368. Taf. XIX u. XX.
29. Derselbe, Contribution à l'étude morphologique et anatomique des infusoires ciliés. Arch. zool. expérim. et générale. 2. Série. Tome I. 1883. p. 427—664. Taf. XIX—XXIV.
30. L. Plate, Untersuchungen einiger an den Kiemenblättern des *Gammarus pulex* lebenden Ektoparasiten. Diese Zeitschr. Bd. XLIII. 1886. p. 175 bis 241. Taf. VI u. VII.
31. Derselbe, Studien über Protozoen. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. III. 1889. p. 135—200. Taf. III—V.
32. L. Rhumbler, Zur Einbettung kleiner Objekte. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. XII. 1895. p. 312—314.
33. Derselbe, Weitere Bemerkungen zur Einbettung kleiner Objekte. Dieselbe Zeitschr. Bd. XIII. 1896. p. 303—306.
34. Ch. Robin, Mémoire sur la structure et la reproduction de quelques Infusoires tentaculés, Suceurs et Flagellés. Journ. de l'Anat. et de la Physiologie. Jahrg. XV. 1879. p. 529—583. Taf. XXXIX—XLIII.
35. Fr. Stein, Neue Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und des feineren Baues der Infusionsthiere. Diese Zeitschr. Bd. III. 1851. p. 475—509. Taf. XVIII.

36. v. WASIELEWSKI, Die Keimzone in den Genitalschläuchen von *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI. 1893. p. 324—337. Taf. XIX.
37. T. ST. WRIGHT. Observations on British Protozoa and Zoophytes. Ann. mag. nat. hist. 3. Series. Vol. VIII. 1861. p. 120—135. Taf. III—V.

Erklärung der Abbildungen.

Mit Ausnahme der Totalabbildungen Fig. 1—7, 27 und 28, bei deren Herstellung SEIBERT'sche Systeme (achromat. Obj. III, periscop. Ocul. 2) zur Anwendung gelangten, wurden sämmtliche Figuren mittels ZEISS'scher Apochromate hergestellt. Die verschiedenen Vergrößerungen, die sich bei den einzelnen Figuren angegeben finden, wurden durch folgende Kombinationen erzielt:

Apochr. Obj. 4,0 mm, Compens. Ocul. 4, Tubuslänge 175 mm, Vergr. 400fach.
» » 4,0 » » » 6, » 175 » » 600fach.
» » 2,0 » » » 6, » 160 » » 1000fach.

Alle Abbildungen wurden mit Hilfe des ABBE'schen Zeichenapparates entworfen.

Tafel VIII.

Fig. 1. *Sticholonche zanclea* mit Spiralkörper (*Amoebophrya sticholonchae*). Gefärbtes Balsampräparat. Vergr. 260fach.

Fig. 2. Voll entwickelter Spiralkörper nach seinem Ausschlüpfen aus der *Sticholonche*. Gef. Balsampräp. Vergr. 260fach.

Fig. 3. Vorderes Körperende eines anderen Exemplares. Kerne bedeutend kleiner und zahlreicher als in voriger Figur. Gef. Balsampräp. Vergr. 260fach.

Fig. 4. Ein anderes Individuum, bei welchem die Hohlräume im Inneren des Thieres wiedergegeben sind. Gef. Balsampräp. Vergr. 260fach.

Fig. 5. Ein Spiralkörper, in dessen Inneren man die von ihm entführte bohnenförmige Kapsel der *Sticholonche* erblickt. Gef. Balsampräp. Vergr. 260fach.

Fig. 6. Ein Exemplar des Spiralkörpers aus *Sticholonche*, welches vor Beendigung der Umstülpung frei wurde. Gef. Balsampräp. Vergr. 260fach.

Fig. 7. Ein besonders kleines Thier. Ungef. Glycerinpräp. Vergr. 260fach.

Fig. 8. Vorderstes Körperende des in Fig. 2 abgebildeten Parasiten im optischen Längsschnitt; stärker vergrößert. Vergr. 600fach.

Fig. 9. Medianer Längsschnitt durch den unausgeschlüpften Spiralkörper einer *Sticholonche*. Die untere Hälfte der Figur zeigt das Wirthsthier im Schnitt. Die Kapsel der *Sticholonche* ist unter einem spitzen Winkel getroffen. Färbg.: Hämatox. u. Eos. Vergr. 400fach.

Fig. 10. Ein Theil desselben Schnittes stärker vergrößert. Auf den Wülsten des inneren kegelförmigen Körperabschnittes sieht man feine Kanäle ausmünden. Vergr. 600fach.

Fig. 11. Theil eines Querschnittes durch die äußere Körperpartie eines unausgeschlüpften Parasiten. Färbg.: Hämatox. u. Eos. Vergr. 400fach.

Fig. 12 u. 13. Zwei jugendliche unausgeschlüpfte Spiralkörper im Längsschnitt. Fig. 12, isolirtes Exemplar; Fig. 13, ein anderes innerhalb des Wirthsthieres. Färbg.: Hämatox. u. Eos. Vergr. 400fach.

Fig. 14. Schnitt durch eine *Sticholonche* mit jungem, aus relativ wenigen großen Kernen bestehenden Kernhaufen. Färbg.: Hämatox. u. Eos. Vergr. 400fach.

Fig. 14*a*. Drei einzelne Kerne stärker vergrößert. Färbg: Eisenhämatox. u. Eos. Vergr. 1000fach.

Fig. 15. Einige (etwas kleinere) Kerne aus einem anderen Kernhaufen. Färbg.: Hämatox. u. Eos. Vergr. 400fach.

Fig. 15*a*. Mehrere derartige Kerne stärker vergrößert. Färbg.: Eisenhämatox. u. Eos. Vergr. 1000fach.

Fig. 16. Einzelner Kern aus einem anderen Kernhaufen. Das Chromatin zeigt fadenförmige Anordnung. Färbg.: Eisenhämatox. u. Eos. Vergr. 1000fach.

Fig. 16*a*. Ein Stück des Fadens stärker vergrößert.

Fig. 17. Schnitt durch einen anderen Kernhaufen. Die Kerne besitzen einen vollkommen abweichenden Bau. Färbg.: Eisenhämatox. u. Eos. Vergr. 400fach.

Fig. 17*a*. Eine Anzahl derartiger Kerne stärker vergrößert. Vergr. 1000fach.

Fig. 17*b*. Zwei spindelähnliche Gebilde aus den vorigen Kernen, unter rechtem Winkel zur Längsachse gesehen. Vergr. etwas mehr als 1000fach.

Fig. 18. Kleinere Kerne von dem gleichen Bau wie die in Fig. 17 dargestellten. Färbg.: Eisenhämatox. u. Eos. Vergr. 1000fach.

Fig. 19*a—f*. Verschiedene Theilungsstadien derartiger Kerne. Färbg.: Eisenhämatox. u. Eos. Vergr. 1000fach.

Fig. 20. Schnitt durch einen jüngeren Kernhaufen. Einzelne der Kerne sind in Durchschnürung begriffen. Färbg.: Hämatox. u. Eos. Vergr. 400fach.

Fig. 21. Schnitt durch ein jugendliches Entwicklungsstadium eines Kernhaufens. Färbg.: Eisenhämatox. u. Eos. Vergr. 400fach.

Fig. 22. Schnitt durch eine *Sticholonche* mit einem aus unzähligen kleinen Kernen bestehenden Kernhaufen. Färbg.: Hämatox. u. Eos. Vergr. 400fach.

Fig. 23. Schnitt durch eine *Sticholonche* mit in Auflösung begriffenem Kernhaufen. Färbg.: Hämatox. u. Eos. Vergr. 400fach.

Fig. 24 u. 25. Zwei Schnitte durch spätere Entwicklungsstadien. Die Auflockerung hat ihr Ende erreicht. An Stelle der Kerne finden sich Bläschen mit Kernen. Färbg.: Hämatox. u. Eos. Vergr. 400fach.

Fig. 26*a—g*. Verschiedene Stadien des Kernes von *Sticholonche*. Färbg.: theils Eisenhämatox., theils Hämatox. u. Eos. Vergr. 1000fach.

Fig. 27. *Acanthostaurus cruciatus* mit Spiralkörper (*Amoebophrya acanthometrae*), zum Theil nach einem lebenden Exemplare, zum Theil nach einem gefärbten Balsampräparat. Vergr. 260fach.

Fig. 28. Ausgeschlüpfter Parasit, stark gequetscht. Im Inneren des Thieres erblickt man die Kernsubstanz des Wirthes als unregelmäßig geformte Masse. Ungef. Glycerinpräp. Vergr. 260fach.

Fig. 29. Vorderstes Körperende desselben Exemplares im optischen Längsschnitt; stärker vergrößert. Vergr. 600fach.

Fig. 30 u. 31. Längsschnitte durch zwei ältere unausgeschlüpfte Spiralkörper. Die Lücken zwischen dem Parasiten und dem Kerne des Wirthsthieres sind durch Schrumpfungen bei der Behandlung entstanden. Färbg.: Hämatox. u. Eos. Vergr. 400fach.

Fig. 32 u. 33. Zwei jüngere unausgeschlüpfte Individuen mit dem Kerne des Wirthsthieres im Längsschnitt. Färbg.: Hämatox. u. Eos. Vergr. 400fach.

Zur Nachschrift.

Fig. 34. Zwei Kerne aus einkernigen Individuen des Parasiten der *Sticholonche zanclea* (*Amoebophrya sticholonchae*), Schnitte. Färbg.: Eisenhämatox. Vergr. 1000fach.

Vitalfärbungen mit Neutralroth an Protozoen.

Von

S. Prowazek,

stud. phil. (Wien).

Mit Tafel IX.

Die Methode in das Plasma lebender Protozoen zum Zwecke besonderer Studien Farbstoffe einzuführen, wandte schon Gleichen (1777, 81), in der Folgezeit Ehrenberg (1830) an, indem sie die Thiere ihrer mannigfachen Infusionen mit Karmin und Indigo fütterten; später bedienten sich dieser Art und Weise der Untersuchung in mehr oder weniger modificirter Form viele Forscher. In der neueren Zeit stellte Brandt[1] Versuche mit Tinktionen von gelösten Farbstoffen, wie Hämatoxylin und Bismarckbraun, an und erzielte mit dem ersteren Mittel, besonders bei Amöben und Heliozoen, blassviolette Kernfärbungen und konnte derart feststellen, dass das Nuclein nicht auf die Kerne allein beschränkt ist, sondern meist noch in Form von kleineren und größeren Körnern vorkommt; mit Bismarckbraun färbten sich bei lebenden Protozoen nur die Fettkörnchen sowie die eigenthümliche celluloseartige Schleimsubstanz braun; Certes[2] gelang es, die Fettkörnchen bei Protozoen mit Cyanine und Bleu de Quinoleine zu tingiren; auch Marian Przesmycki[3] versuchte Methylenblaufärbungen an Infusorien während des Lebens und fixirte sie sodann zum Zwecke der Untersuchung entweder mit gesättigter Sublimatlösung oder behandelte sie nach zwei besonderen Methoden von Altmann; auf diese Weise konnte er Körnchen und

[1] Brandt, Biologisches Centralblatt. Bd. I. 1881—1882. p. 203.

[2] Certes, Comptes rend. Ac. sc. Paris. T. XCII. No. 8. Zool. Anz. 1881. Nr. 81 u. 84.

[3] Marian Przesmycki, Biolog. Centralbl. Bd. XIV. 1894. p. 621.

Zellgranulationen, die entweder in den Vacuolen auftraten oder ihren Sitz im Entoplasma hatten, feststellen.

In den nachfolgenden Zeilen sollen die Resultate der Vitalfärbung, die mit Neutralroth an Protozoen vorgenommen wurde, mitgetheilt werden.

Zur Untersuchung wurden hauptsächlich Paramaecien (P. bursaria und aurelia) herangezogen, die direkt auf dem Objektträger unter dem Deckglase mit Wachsfüßchen gezüchtet wurden[1]. Der Farbstoff, der intensiv und rasch wirkt, schädigt die Thiere scheinbar nicht, da sie in wässerigen Lösungen desselben doch Theilungen eingingen und dabei keine abnormen Erscheinungen zeigten. Das Neutralroth ist selbst bei den größten Verdünnungen wirksam, und seine Färbekraft geht sogar so weit, dass die Instrumente, mit denen man eben arbeitete, durch längere Zeit gleichsam mit ihm »inficirt« erscheinen.

Setzt man zu einer derartigen Objektträgerkultur von Paramaecium einen kleinen Tropfen sehr schwacher Neutralrothlösung hinzu, so tritt nach kurzer Zeit am äußeren Rande der sich eben bildenden Nahrungsvacuole des Paramaeciums eine schwach röthlich gefärbte, zarte Zone auf, die aus sehr feinen Körnchen zu bestehen scheint. Nach einiger Zeit werden diese Körnchen immer deutlicher, bis sie bestimmte Umrisse und eine bestimmte Farbennuance erlangt haben; sie sind dann schwach lichtbrechend, doch kommen vielfach neben ihnen größere fettähnliche, lichtbrechende, runde dunkle Körnchen vor, die bei hoher Einstellung des Mikroskops heller roth erscheinen und den Farbstoff ziemlich stark speichern. Die sich ablösende Nahrungsvacuole führt diese Körnchen an ihrer Peripherie theilweise mit sich fort, theilweise werden aber viele durch die auftretenden Strömungen sowie durch die zwei- bis dreimalige Rotation der Nahrungsvacuole abgelöst und strömen längs des Bewegungsschattens der früheren Vacuole gegen die sich von Neuem bildende Nahrungsvacuole zurück.

Bekanntlich findet im Zellleib des Paramaecium sowie vieler Ciliaten eine Protoplasmaströmung statt, die, wie schon früher beobachtet wurde (an Paramaecium bursaria von FOCKE 1836, an P. aurelia v. dems. 1842), auf der rechten Körperseite nach rückwärts verläuft, um auf der linken ihren Verlauf nach vorn zu nehmen; diese wird

[1] Die Ciliaten wurden zumeist mit Coccen aus faulenden Substanzen oder Heuinfusionen, die auf einem Agaragarnährboden gezüchtet wurden, in der Weise gefüttert, dass man mit einem häkchenförmig gekrümmten Drahte etwas von der Bakterienkultur zum Rande der Objektträgerinfusion hinzusetzte.

nun im nicht unbedeutenden Maße durch die Bewegungen der Körnchen gleichwie die Strömung in der Pflanzenzelle durch die Chlorophyllkörner verdeutlicht. Die Körnchen, die sich besonders am Grunde des Schlundes anhäufen, führen an manchen Stellen lebhafte Brown'sche Molekularbewegungen aus und scheinen sich manchmal zu nähern oder zu entfernen[1].

Da Neutralroth in alkalischen Flüssigkeiten gefällt wird, so könnte man leicht zu der Annahme kommen, dass die erwähnten Körnchen nichts Anderes als gefällte Farbstofftheilchen sind; diesbezüglich ist hervorzuheben, dass sie später immer vom Plasma aus gegen die sich bildenden Nahrungsvacuolen herantreten, in bestimmter Menge erscheinen, und sich eine längere Zeit im Körper des Infusors erhalten. Krankhaft aussehende Paramaecien färben sich nicht oder nur schwach diffus; auch verhielten sich bezüglich der Körnchenfärbung ausgehungerte Paramaecien, die wenig Nahrungsballen sowie »Exkret«-Körnchen enthielten, in verschiedener Weise als angefressene Individuen.

Auf Grund der oben geschilderten Verhältnisse scheinen die Körnchen zur Verdauung und Assimilation in Beziehung zu stehen; nicht unberechtigt wäre vielleicht die Annahme, sie als Träger von »Fermenten« aufzufassen.

Da in Folge der Färbung die Peripherie der Nahrungsvacuole wegen der Körnchenansammlung sich deutlicher vom Entoplasma abhob, war man im Stande die Ablösung der Nahrungsvacuolen leichter zu beobachten. Der Vorgang hat im Allgemeinen, wie auch Bütschli erwähnt, eine gewisse Ähnlichkeit mit dem, wenn ein Flüssigkeitstropfen aus einem sich verjüngenden Röhrchen sich in

[1] Diese sowie verwandte Erscheinungen könnte man sich in folgender Weise erklären: 1) Die Körnchen werden durch die Zufälligkeiten der aktiven Bewegungen des Inhaltes hervorgerufen; oder 2) die Körnchen ruhen oder bewegen sich langsamer (oder umgekehrt) als der Strom, der sie von der Seite trifft, und es entsteht so um diese ein Wirbelsystem, die zwischen ihnen gegen die Symmetrieebene befindlichen Theilchen verharren mehr in der Ruhe und werden einander genähert, wodurch eben wieder nach Ablauf der Welle ein Schein einer »Abstoßung« hervorgerufen wird. Dieser Punkt gilt wohl in unserem Fall. 3) Sind die Körnchen elastisch liquid, so treten je nach der Druckverschiedenheit an ihnen Pulsationen auf, die entgegengesetzt oder gleichgerichtet die erwähnten »Anziehungs- und Abstoßungserscheinungen« bewirken. 4) Das scheinbare Nacheilen, Anziehen und Abstoßen geschieht wohl in der Weise, dass das erste Körnchen dem zweiten einen Druckschutz gegen den Strom bietet, gegen dieses gedrückt, ihm die halbe Bewegungsenergie mittheilt, es derart »abstößt« etc.

eine zähflüssige Substanz ablöst. Das Wasser, in dem Bakterien und andere Protophyten stets in Menge fortgeführt werden, gelangt bei der ziemlich lebhaften Bewegung der undulirenden Membran an der Dorsalseite des Schlundes gegen das das Schlundende begrenzende Entoplasma, mit dem es aber keine Mischung eingeht und sich der Art unter dem Druck des immer nachströmenden Wassers am Schlundende zu einem Tropfen formt, der alsdann langsam bis zu einer bestimmten Größe heranwächst; in diesem werden die Nahrungstheilchen, falls sie klein sind, von den innen entstehenden Strömungen herumgewirbelt. Auch größere Theile, wie Spirillen, Algenfragmente etc. sind stets von dem Tropfen, der in Folge dessen oft eine längliche Gestalt annehmen muss, ja manchmal auch in eine Spitze ausgezogen erscheint, umhüllt. Die Form der Vacuole wird der erwähnten Rotationsströmung des Plasmas angepasst und ist oft derart nach der einen Seite unten mehr ausgebuchtet, an welcher Stelle sich auch mehr Körnchen ansammeln. Ihre Größe (d = ca. 0,071 mm) ist unter normalen Verhältnissen fast immer gleich; bemerkenswerth ist es nur, dass die mit Wasser gefüllte Nahrungsvacuole ungefähr dasselbe Wasservolumen wie eine der kontraktilen Vacuolen (Größe d = ca. 0,09 mm) fasst; da aber zwei kontraktile Vacuolen vorhanden sind, und diese sich unter den gegebenen Verhältnissen bei einer Temperatur von 16° C. in ungefähr 25 Sek. entleerten, während die einzige Nahrungsvacuole ungefähr in 120—125 Sek. sich ablöste — wobei noch der Umstand in Erwägung zu ziehen ist, dass sie nicht in ihrer Gänze Wasser, sondern auch Nahrungspartikeln enthält — so findet wohl auch durch die Umgrenzung der Nahrungsvacuole unter dem Wasserdruck oder sonst wie ein Diffusionsvorgang statt; zu einer derartigen oder analogen Annahme müsste man wohl auch seine Zuflucht nehmen, sobald die Paramaecien ungünstigen Einflüssen ausgesetzt, keine eigentlichen Nahrungsvacuolen bilden, trotzdem aber in dieser Zeit die kontraktilen Vacuolen entleeren. In dem Moment der Ablösung kontrahirt sich auf Grund eines Reizes entweder in Folge der allgemeinen Eigenschaft der Plasmakontraktilität oder besonderer Vorrichtungen das Schlundende, was man oft aus dessen Gestalt, da schon wieder neues Wasser nachströmt, entnehmen kann, und die Nahrungsvacuole bewegt sich, da auf diese Weise der Zusammenhang mit der Außenwelt unterbrochen wurde und sie durch die Kontraktion — sie ist unten dann meist gleichsam zugeschärft — sowie die Kraft des nachdrängenden Wassers einen Stoß erhielt, nach oben. Die Ab-

lösung der Nahrungsvacuole unterstützt auch die Rotationsströmung im Entoplasma, für die, sobald die Nahrungsvacuole ihre definitive Größe erlangt hatte, von unten her eine genügende Angriffsfläche geboten war. Die abgelöste Nahrungsvacuole bewegt sich unter Rotationen gegen das Körperende, welche Bewegungen sich aus dem excentrischen Stoß ergeben, der einerseits aus der Kraft des nachströmenden Wassers und der der Kontraktion, sowie andererseits der erwähnten Plasmaströmung resultirt. Durch diese Bewegung drückt die neue Vacuole die vor ihr abgelöste Nahrungsvacuole tiefer in den Strom herab, während sie selbst einen geringen Rückstoß von dem Plasma empfing, das sie auf ihrer Bahn vor sich hertrieb, und das an der rascheren äußeren Rotationszone des Entoplasmas sowie dem inneren Theile des »Ektoplasmas« abprallte.

Die Ablösung der Nahrungsvacuole kann nicht allein den entoplasmatischen Strom, wie STEIN meinte, erzeugen, weil dieser theilweise schon bei der Ablösung eine Rolle spielt, sowie von der bewegten Vacuole zuerst durchkreuzt wird; der Process mag in sekundärer Weise erst das Strömen erhöhen. Durch die weiteren Bewegungen der abgelösten Nahrungsvacuolen wird die Vertheilung der Nahrung durch den ganzen Körper befördert, ja es kann auch, sobald der Verdauungsvorgang weiter vorgeschritten und fast alles Wasser aus der Vacuole entfernt worden ist, die Zertheilung und Chymificirung des Nahrungsrestes noch weiter vorgenommen und ausgenutzt werden. Die Nahrungsvacuole ist Anfangs groß, bei mit Neutralroth gefärbten Individuen schwach diffus gefärbt und mit einem Körnchenbesatz, der später verschwindet, versehen; sobald die Nahrungsvacuole mehr gegen die Mitte oder das Ende gelangt ist, vermindert sich schon ihr Wasserinhalt bis auf eine geringe Menge, während der Nahrungsinhalt sich ungefähr in der Mitte der Bahn dunkler färbte, bei welchem Vorgange die Thätigkeit des Großkernes irgendwie eine Rolle spielen dürfte. Der Verdauungsprocess scheint zuerst im Centrum zu beginnen, da die äußere Partie des Nahrungsballens sich meist noch lange erhält, gegen die vielleicht auch durch innere Strömungen und Diffusionen die unverdauten Theile gedrängt oder geführt werden. Während die Nahrungsvacuole im Entoplasma umhergeführt wurde, bildeten sich in ihr, wie W. SCHEWIAKOFF beobachtete, aus phosphorsaurem Kalk die Exkretkörner.

Nach einigen Stunden — oft aber auch schon früher — traten nach der Behandlung mit Neutralroth auf den beiden Enden sowie

in ein bis drei Streifen um die Schlundregion, dunkelroth gefärbte hyaline Tröpfchen auf; Anfangs wäre man geneigt sie als pathologische Bildungen aufzufassen, doch dürften sie wegen ihres bestimmten Vorkommens auf einen geringeren Zusammenhang in der feineren Molekularstruktur der äußeren Schichten des Ektoplasmas an jenen Stellen hindeuten, die vielleicht Orte besonderer Diffusionsvorgänge, an denen gewisse ergastische Gebilde als Ausscheidungen des Protoplasten zum Austritt gelangen, darstellen; bemerkenswerth ist die verschiedene Zeitdauer sowie Unregelmäßigkeit in der Vertheilung der Körnchen. Hans Wallengren (Zoolog. Studien, Festschrift für W. Lilljeborg, Upsala 1897, p. 63) machte mit sehr schwachen Lösungen von Bismarckbraun Versuche an Pleurocoptes Hydractiniae und fand gleichfalls 1 μ große unregelmäßig angeordnete Körner unter oder in der Pellicula, die in sich einen Centralkörper bargen und nicht selten abgelöst von der lebhaften Cilienbewegung weggeschleudert wurden; der genannte Forscher legt ihnen eine exkretorische Bedeutung bei und fasst sie als kleine Exkretvacuolen mit einem central ruhenden Exkretkorn.

Bei Monas vivipara kommen auch zahlreiche kleine »Körnchen«, die sich in großer Anzahl in der äußersten Schicht vorfinden, vor; bei Monas lens zeichnete seiner Zeit schon Perty an der Oberfläche der Protozoen kleine (neun) Höcker, die er als Blastien auffasste; auch ich hatte einmal die Gelegenheit einen kleinen Flagellaten, der wahrscheinlich in den Entwicklungscyklus einer Amoeba radiata verwandten Form gehörte, zu beobachten, der mehrere hervorragende Tröpfchen an seiner Oberfläche besaß. Bei Pleuronema chrysalis erschienen nach der Vitalfärbung zumeist ähnliche, ungefähr in Reihen angeordnete tröpfchenförmige Körner; auch bei dem sonst diffus sich färbenden Prorodon konnten derartige dem Ektoplasma angehörende Bildungen beobachtet werden, gleichwie am Peristom von Epistylis, nur dass sie hier einer tieferen Schicht zukamen. Neben den genannten Protozoen wurde auch die Vitalfärbung mit Neutralroth an Trachelius ovum versucht, bei dem das Entoplasma diffus roth mit einer gelblichen Nuance und die Nahrungsballen dunkelroth sich färbten, wobei der langgestreckte Kern deutlicher wurde. Bei Bursaria erschienen besonders die runden und die länglichen scharf kontourirten Körnchen, die hart an der Oberfläche des Körpers lagern, in dunkelrother Farbe. Bei den ciliatenfressenden Heterotrichen, wie z. B. Stentor coeruleus und polymorphus, wurde keine besondere Färbung, abgesehen von der des Kernes, wahrgenom-

men, höchstens dass sich weiter unverdaute Nahrungspartikel, neben diesen aber auch Körnchen roth färbten. Bestand aber die Nahrung aus einem unverdauten Stentor coeruleus, so färbte sich auch ohne Anwendung des Farbstoffes nach einiger Zeit der Inhalt der Nahrungsvacuole, insbesondere aber die Peristomgegend des Nahrungsthieres röthlich; bei der Anwendung von Kalilauge und der darauf folgenden Behandlung mit Säuren nahm gleichfalls von selbst das Pigment des Peristoms bei Stentor coeruleus eine röthliche Farbe an. An dem Stielmuskel von Carchesium polypinum färbten sich auch gewisse Körnchen, die schon GREEFF seiner Zeit in seine Zeichnung von dem besagten Thier eintrug, und die in unregelmäßiger Folge in einer Längsreihe dem Muskel folgten, dunkelroth, bei höherer Einstellung erschienen sie heller, stark lichtbrechend.

Das Plasma von Opalina ranarum tingirte sich schön rosig roth, wobei sich die Kerne etwas deutlicher abhoben. Schöne Färbungen der doppelten Körnchen erzielte man bei Actinosphaerium Eich., wodurch zugleich die Plasmabewegung verdeutlicht wurde, — oft trat aber nach der Anwendung des Farbstoffes der Tod des Organismus ein. Beim Absterben der Protozoen machte sich vielfach eine Entfärbung bemerkbar, die man sich in der Weise erklären könnte, dass entweder die sich färbenden Substanzen heraustraten, oder weitgehenden chemischen Veränderungen unterlagen. — Bei den Metazoen färbten sich besonders Drüsenzellen, wie z. B. beim Vortex, Ophryotrocha puerilis, die Anhangsdrüsen der Rotiferen, sowie die obere Partie in den gekörnten Avicularien der Bugula avicularia und zwei Arten von Körnchen oder Tröpfchen in den »Zooecien« in einer hellrothen und dunkelrothen Nuance, besonders aber auch kleine Körnchen, die unregelmäßig in der Wandung des oben sich verästelnden räthselhaften »hohlen Astes« eingelagert waren. Auch gewisse kleine Körnchen in den amöboiden Zellen in der Leibeshöhle nahmen einen gelblich rothen Farbenton an, welche Erscheinung mit gewissen alkalischen Reaktionen in Zusammenhang zu bringen wäre.

Die Vitalfärbung mit Neutralroth bringt uns derart nicht bloß gewisse ergastische Strukturen des Protoplasten, sei es, dass sie Einschlüsse oder Ausscheidungen dieses sind, die vielfach mit der Verdauung und Assimilation im engen Zusammenhang stehen, zur Anschauung, sondern es wird auch auf diese Art und Weise die mannigfache Plasmaströmung verdeutlicht, ferner mag sie aber auch, sofern sich das ganze Plasma verfärbt, dazu dienen, das Studium

bezüglich der Permeabilität der äußeren Schichten des lebenden Zellkörpers zu erleichtern; wie Margherita Traube-Mengarini fand, sollen die Infusorien mit Ausnahme der parasitisch lebenden von einer impermeablen Schicht umgeben sein, so dass allenfalls nur an der Schlundöffnung eine Osmose eintreten kann, es scheint aber doch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen zu sein, dass auch eine anderweitige, allerdings nicht so bedeutende Osmose bei einigen Formen vor sich geht, da beispielsweise bei einem Prorodon in kurzer Zeit mit ziemlicher Intensität die Vitalfärbung eintrat, selbst wenn sich keine Nahrungsvacuolen bildeten, und so die eigentliche Diffusionen ermöglichende innere Schlundfläche eine kleinere Wirkungsfläche darbot.

Zum Schlusse erlaube ich mir Herrn Professor Dr. Berthold Hatschek und Herrn Privatdocenten Dr. C. J. Cori, die mich bei dieser Arbeit mit wichtigen Rathschlägen unterstützten, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Wien, im Juni 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Nv, Nahrungsvacuole; *Cv*, kontraktile Vacuole; *Nb*, Nahrungsballen; *Nucl*, Kern.

Tafel IX.

Fig. 1. Paramaecium aurelia, während des Lebens mit Neutralroth gefärbt, die Zahlen *1—9* bedeuten die Reihenfolge der Nahrungsvacuolen, wobei die mit *1* bezeichnete die älteste, die mit *9* die sich eben bildende ist.

Fig. 2. Paramaecium aurelia, im Umriss mit hervortretenden »Exkretperlen«.

Fig. 3. Pleuronema chrysalis, mit »Exkretperlen«.

Fig. 4. Trachelius ovum, mit diffus gefärbtem Plasma.

Fig. 5. Ein Segmenttheil von Actinosphaerium Eich. mit roth gefärbten Plasmakörnchen.

Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Platygaster.

Von

Nic. Kulagin,
Professor in Moskau.

Mit Tafel X und XI.

I. Die Bildung der Keimblätter.

Die Lebensart von *Platygaster instricator* ist bis jetzt sehr wenig untersucht. Die in Bezug auf diese Frage existirenden Litteraturangaben bestehen in Folgendem:

Professor GANIN[1] fand Eier von *Platygaster sp.* in den Larven von *Cecidomyia*, die in den Rändern eingerollter Weidenblätter lebten; es fanden sich in einer Larve 12—15 Eier, für gewöhnlich aber weniger; die Eier wurden in verschiedenen Entwicklungsstadien angetroffen, und daher muss man sie, nach der Annahme von Professor GANIN, als nicht auf einmal, sondern als zu verschiedenen Zeiten gelegt betrachten. Die Eier wurden in den Larven von *Cecidomyia* in den Lappen des Fettkörpers, im supraösophagealen Ganglion und im Magen angetroffen. Die weiteren Entwicklungsstadien der Eier, die embryonalen sowie die postembryonalen, fand GANIN in den gleichen Larven von *Cecidomyia.* Aus einer Larve von *Cecidomyia* kam schließlich nur ein Exemplar von *Platygaster* hervor. Die Art des hervorgekommenen *Platygaster* hat GANIN nicht bestimmt; er spricht aber die Vermuthung aus, dass in ein und dasselbe Individuum von *Cecidomyia* dreierlei Arten von *Platygaster* Eier ablegen, welche durch die Größe der Eier, sowie durch die Formen der aus ihnen hervorgehenden Larven sich von einander unterscheiden.

Später fand A. K. SENGER[2], eben so wie ich, *Platygaster* in den,

[1] GANIN, diese Zeitschr. Bd. XIX. 1869. p. 381.

[2] SENGER, Mitth. der k. Gesellsch. der Liebhaber von Naturwissenschaft, Anthropologie und Ethnographie. Bd. III. Lief. 2. p. 158. (Russisch.)

in den Winkeln eingebogener Eichenblätter lebenden Larven von *Cecidomyia.*

Nachher erhielt Professor Riley[1] *Platygaster Herrickii* Pack., der aus den Larven der amerikanischen *Cecidomyia destructor* Say hervorgegangen ist. Nach den Angaben von K. Lindeman findet sich in Russland in den Larven der gleichen Fliege *Platygaster minutus* Lind. bis zu elf Exemplaren in einer Larve, und *Platygaster sp.* Außerdem erhielt Lindeman[2] noch *Platygaster sp.* aus den Larven von *Lasioptera cerealis.* Schließlich beschreibt Professor Packard *Platygaster lecanii* Fitsch. als in *Lecanium quercitronis* Fitsch. parasitirend[3].

Nach meinen Beobachtungen legt *Platygaster instricator* seine Eier in die Larven von *Cecidomyia*, die in den eingewickelten Rändern der Eichenblätter leben. Die Larven von *Cecidomyia* erscheinen in den Umgebungen von Moskau bei frühem warmen Frühling Anfangs Mai, bei spätem und kaltem Frühling am Ende dieses Monats. Sie zerfressen gewöhnlich die obere Haut an den Rändern der Eichenblätter auf; in Folge dessen biegt sich der untere Rand des Blattes auf die obere Fläche um, und dieser Theil des Blattes nimmt eine weißliche Färbung an. In einer solchen Einbiegung des Blattes verbleibt eine, manchmal auch zwei Larven von *Cecidomyia* bis zu dem Zeitpunkte, wo die ganze Epidermis des Blattes aufgefressen ist; nachher kriechen sie auf den benachbarten Blattrand, wo das Gleiche erfolgt. Die Ernährung der Larven und ihr Ortswechsel geschieht in der Nacht. Bis zur Verpuppung erleiden die Larven vier Häutungen. Die Zeit des Verpuppens wie die Zeit des Erscheinens der Larven ist vom Wetter abhängig und erfolgt am Ende Mai oder im Juni.

Ich fand Puppen von *Cecidomyia* in der Erde in der Nähe jener Eichen, wo die Larven lebten; solche Puppen fanden sich aber auch in den Falten des Blattes — dem Aufenthaltsort der Larven. Larven, die in Gefangenschaft auf Eichenzweigen, die unter einer Glasglocke in Wasser gestellt wurden, erzogen wurden, verpuppten sich immer in den Blattfalten.

---

[1] Riley, On the parasites of the Hessian Fly. in: Proc. U. S. Nat. Museum. Vol. VIII. No. 27. 1885. p. 413.

[2] Lindeman, Bullet. de la Soc. Imp. des Natur. de Moscou 1870. No. 4. p. 388 u. No. 1. 1887. p. 178—192.

[3] U. S. Departement of agriculture. Fifth Report of the United States Entomological commission 1890. p. 98.

Am Ende Juni oder im Juli erscheint die zweite Generation *Cecidomyia*, deren Larven eben so wie die der Frühlingsgeneration in den Falten der Eichenblätter leben; die Verpuppung geschieht hierbei ausschließlich in der Erde. Die Puppen der Herbstgeneration überwintern unter den abgefallenen Blättern in der Erde in einer Tiefe von $^1/_6$ Meter.

Das Legen der Eier von *Platygaster* habe ich nicht beobachtet. In den von mir untersuchten Larven fanden sich schon gelegte Eier. Die Larven von *Cecidomyia*, in die von *Platygaster* Eier gelegt waren, hatten am Körper schmutzige Flecken an jenen Stellen, wo vom *Platygaster* ein Stich ausgeführt worden war. Auch konnte man in den Blattfalten an den Stichstellen von *Platygaster* Öffnungen bebemerken. Es ist Grund vorhanden anzunehmen, dass das Legen der Eier am Abend geschieht (nach 6 Uhr), denn nur zu dieser Tageszeit findet man auf den Eichenblättern erwachsene Exemplare von *Platygaster*. *Platygaster* legt seine Eier in Larven, die auf kleinen, am Waldsaume wachsenden Eichen leben. Die Blätter werden von *Platygaster* an der der Sonne zugewendeten Seite getroffen. Das Legen der Eier in die Larven geschieht nach ihrer zweiten Häutung, in der ersten Hälfte des Mai oder im Juni. Ich fand Eier von *Platygaster* in der Frühlings- sowie auch in der Herbstgeneration. Es fanden sich dann zweierlei Eier: längliche im Fettkörper der Larve in der Nähe der Wandungen des Darmkanals an der Grenze zwischen Kropf und Magen (Fig. 1), die anderen — runde im Kropf und im Magen. Es fanden sich auch Individuen von *Cecidomyia*, die Eier sowohl im Fettkörper wie im Darmkanal hatten. Die einen wie die anderen Eier besaßen im Gegensatz zu den von Professer GANIN gefundenen keine Stielchen. Eier fand ich im Herbst 1890 und 1891 außer in *Cecidomyia* auch im Darmkanal der Larven von *Dryophanta similis*. Die Anzahl der Eier in einem Individuum schwankte von einem bis fünf (Fig. 2).

Die Larven, die aus den in den Darmkanal gelegten Eiern hervorgehen, leben vor der Verpuppung im Fettkörper von *Cecidomyia*. Die Verpuppung von *Platygaster* geschieht gleichzeitig mit der Verpuppung von *Cecidomyia*. Dabei verwandelt sich *Cecidomyia* in eine Puppe, wenn in sie nur ein Ei von *Platygaster* gelegt wurde, stirbt aber im Larvenzustande ab, wenn einige Eier in sie gelegt wurden.

Die Puppen von *Platygaster* sind von mir gefunden worden sowohl in Cecidomyien, die sich in den Falten von Eichenblättern

verpuppten, wie auch in solchen, die sich in der Erde verpuppten. Im Winter trifft man die Puppen von *Platygaster* im Inneren von *Cecidomyia*-Puppen. Aus einer *Cecidomyia*-Puppe gehen nicht mehr als zwei erwachsene *Platygaster* hervor.

Die Gattung *Platygaster* erscheint nach meinen Beobachtungen als ein Parasit, der nicht nur in Larven von Dipteren und Hemipteren, sondern auch in Larven von Hymenopteren lebt, folglich ist die Gattung kein polyphager, wie früher angenommen wurde, sondern ein pantophager Parasit.

Die ersten Stadien der Furchung beobachtete ich an Eiern von *Platygaster*, die in den Darmkanal von *Cecidomyia* gelegt waren. Ein soeben gelegtes Ei von *Platygaster* hat das Aussehen einer riesigen ovalen Zelle mit deutlich kennbarem Kern (Fig. 2 *c*). Die Größe des Eies ist in der Längsrichtung 0,09 mm, in der Querrichtung 0,07 mm. Außen ist das Ei von einer sehr dünnen und zarten Membran umkleidet (Fig. 3, 4 u. 5 *m*), deren Natur sich bei der geringen Größe des Objektes schwer feststellen lässt.

Der Inhalt des Eies erscheint wie aus einer gleichmäßigen hellen, körnigen plasmatischen Masse bestehend (Fig. 2 u. 5 *d*). Dotterkügelchen, die für die Eier anderer Insekten charakteristisch sind, fehlen in diesem Falle ganz. Im Centrum des Eies liegt ein sich mehr oder weniger stark färbender Kern, in ihm sind kleine Körnchen bemerkbar (Fig. 2 *c*). Bei seinem Aufenthalt im Darmkanale des Wirthes macht das Ei amöbenartige Bewegungen. Bei der weiteren Entwicklung bemerkt man im Ei eine fast bis zur doppelten Größe reichende Zunahme seines Inhaltes; dabei zerfällt sein vorher gleichmäßiger plasmatischer Inhalt in zwei Schichten: in eine äußere, der Membran des Eies anliegende, die mehr oder weniger dicht und körnig ist (Fig. 3 *d'*), und eine innere helle und flüssige, die den Kern des Eies umgiebt. Gleichzeitig mit der Bildung der hellen, den Kern umgebenden Schicht erfolgt auch eine Vergrößerung des Inhaltes des Kernes, wobei dieser eine mehr oder weniger ovale Form annimmt und in ihm Chromatinfäden bemerkbar werden. In späteren Entwicklungsstadien sah ich an der Stelle, wo früher ein Kern war, zwei etwas kleinere, die offenbar auf dem Wege der Theilung des ersten großen Kernes (Fig. 2 c_1, c_{II}) entstanden waren. Die nun entstandenen Kerne haben bei der Färbung mit Karmin eine rundliche Form und mehr oder minder scharfe Begrenzung. Anfangs liegen zwei Kerne neben einander (Fig. 2 c_I, c_{II}), nachher rücken sie an die Peripherie des Eies (Fig. 4 c_I, c_{II}). Ferner fand ich Ent-

wicklungsstadien der Eier, wo anstatt zwei Kernen 4, 8 etc. vorhanden waren (Fig. 5 c, c_I, c_{II}, c_{III}). Diese waren von der gleichen Form wie die ersten und lagen näher an der Peripherie des Eies. Dabei erscheinen auf einigen Präparaten die einen von diesen Kernen größer als die anderen, während auf anderen Präparaten alle Kerne von gleicher Größe sind; es scheint, dass dieses Verhalten eine rein individuelle Bedeutung besitzt. In allen diesen Fällen habe ich niemals eine Vermehrung der Kerne auf endogenem Wege beobachtet, wie es GANIN von der von ihm untersuchten Form von *Platygaster* beschreibt; vielmehr fand ich auf einigen Präparaten deutlich die Vermehrung der Kerne auf dem Wege der Theilung (Fig. 2 c_I, c_{II}, diese Abbildung zeigt den Kern, soeben nach der Theilung in zwei Theile). — Zu dieser Zeit verwischt sich der Unterschied zwischen der äußeren dichten und der inneren hellen Plasmaschicht des Eies mehr oder weniger.

Die weitere Entwicklung der von mir studirten Art, von *Platygaster instricator*, besteht nun zunächst darin, dass die Kerne sich in großer Zahl vermehren und die Peripherie des Eies erreichen. Was die Frage betrifft, ob man diese Produkte der Furchung für »innere Körperchen«, für Kerne, oder schließlich für echte Zellen halten soll, so scheint mir in dieser Hinsicht die Ansicht von Professor CHOLODKOWSKY[1] der Wahrheit am nächsten zu kommen, wonach die Theilungsprodukte des Insekteneies ein Syncytium sind, das aus eben so vielen Zellen besteht, als in ihm Kerne enthalten sind. Die Eier von *Platygaster*, die keinen Dotter besitzen, stehen vor der Furchung dem Schema einer einfachen Zelle näher als die Eier irgend welcher anderer Insekten, ihre Furchung führt aber zu der Bildung eines Syncytiums, wie es bei anderen Insekteneiern auftritt; demnach sind die Produkte der Theilung auch hier Zellen. Indem sich nun diese Zellen an der Peripherie in bedeutendem Abstand von einander anordnen, bilden sie das Blastoderm des Embryos (Fig. 6 *bl*). Dabei ist aber zu bemerken, dass in den Eiern, die ich in *Dryophanta similis* gefunden habe, die Zellen des Blastoderms sich nicht immer direkt an der Peripherie des Eies anordnen, sondern sie liegen hier auch manchmal in einiger Tiefe im plasmatischen Inhalt des Eies und sind außen von dieser Schicht umkleidet. Es ist möglich, dass diese Anordnung des Blastoderms davon abhängt, dass die in *Dryo-*

---

[1] N. A. CHOLODKOWSKY, Entwicklung von Phyllodromia germanica. St. Petersburg 1891. p. 110. (Russisch.)

phanta befindlichen Eier ein an Nährstoffen reicheres plasmatisches Material erhalten, als die Eier in den Larven von *Cecidomyia*, daher erscheint auch das Ei von *Platygaster* in den Larven von *Dryophanta* größer als in denjenigen von *Cecidomyia*. Eier mit solchem Blastoderm entwickeln sich eben so wie Eier mit normalem Blastoderm. Einen ähnlichen anormalen Fall bei der Bildung von einem Embryo im Nährdotter erwähnt GRABER von *Lucilia* und *Calliphora*[1]. Bei der fortschreitenden Bildung des Blastoderms erreichen die Furchungszellen, wie eine Anzahl von Querschnitten zeigt, die Peripherie des Eies eher auf der Bauch- als auf der Rückenseite (Fig. 6 *bl*, bl_1), und schneller in der Mitte des Körpers als an seinem vorderen oder hinteren Ende.

Zellen, die an die Peripherie des Eies zur Bildung von Blastoderm gerückt sind, setzen ihre Theilung fort, worauf das Vorhandensein von karyokinetischen Figuren in den Kernen deutet, sowie die Thatsache, dass die so entstehenden Zellen kleiner sind als die Kerne der Blastodermzellen. Die Zellen des Blastoderms ordnen sich schließlich ringförmig an der ganzen Peripherie des Eies an. Sofort nach dem Anlegen des Blastoderms beginnt der Process der Bildung des Primitivstreifens, d. h. jener Provinz, wo die Sonderung der beiden Grundschichten des zukünftigen Insektes geschieht. Das Zusammenziehen der Zellen des Blastoderms zur Bildung des embryonalen Streifchens, welches an einigen Insekten beobachtet wurde (z. B. von Professor TICHOMIROW an *Bombyx mori*) findet bei *Platygaster* nicht statt. In diesem Falle erscheint das Blastoderm zunächst als ein aus einer Schicht von Zellen bestehender geschlossener Ring; nachher erhalten an der Bauchfläche des Embryos die Zellen des Blastoderms eine mehr oder weniger cylindrische Form, sie rücken nah an einander und erleiden, wie die karyokinetischen Figuren in ihren Kernen zeigen, eine rege Theilung. Diese Stelle muss man als den Embryonalstreif von *Platygaster* ansehen. Die Bildung dieses Embryonalstreifens geschieht bei *Platygaster* eher in dem mittleren oder hinteren als auf dem vorderen Theile. Der Embryonalstreifen erscheint Anfangs als ein ganz schmaler Bezirk, wird nachher immer breiter, und nimmt schließlich die Hälfte des Kreisumfanges des Embryos ein. Als Resultat der Furchung der Zellen des embryonalen Streifens erscheint augenscheinlich auch die Thatsache, dass man

---

[1] GRABER, Vergleichende Studien über d. Embryo d. Insekten. Denkschr. d. k. Akad. der Wissensch. Wien 1889. Bd. LVI. p. 259.

in ihm zwei (Fig. 8 *bl*, *end*), manchmal auch drei Schichten von Zellen unterscheiden kann, die über einander liegen (Fig. 7 *bl*, *end*, *mes*); der übrige Theil des Blastoderms besteht indessen aus unregelmäßigen, weit von einander abstehenden und nicht scharf abgegrenzten Zellen.

Die Vermehrung der Zellen des embryonalen Streifens geht im mittleren Theil energischer vor sich als im vorderen oder hinteren. Die Fig. 8 stellt einen Querschnitt durch die Mitte des Embryos vor, und hier sehen wir schon die Sonderung aller drei Keimblätter (*end*, *mes*). Auf der Fig. 7, die den Querschnitt des Embryos näher zum vorderen Ende darstellt, sieht man nur den Anfang der Entodermbildung (*end*), und eine Zelle des Mesoderm (*mes*). Der embryonale Streifen bleibt hier während der ganzen Zeit flach oder schwach konvex. Eine der Primitivrinne anderer Insekten homologe Vertiefung ist bei *Platygaster* nicht vorhanden. Energischer vermehren sich die Zellen in der Mitte des embryonalen Streifens, weniger stark findet diese Vermehrung an seinen Rändern statt, daher erscheint im Querschnitt die innere, aus den Zellen des embryonalen Streifens hervorgegangene Schicht in der Mitte stärker als an den Rändern. Gleichzeitig mit der Theilung der Zellen des Blastoderms erfolgt auch ihre Einwanderung nach innen zur Bildung der inneren Schichten. Zellen, die sich von den Zellen der embryonalen Schicht abgesondert haben, rücken in das Innere des Eies und theilen sich hier. Übrigens sondern sich Zellen der inneren Schicht nicht nur von den Zellen des embryonalen Streifens, sondern einzelne Zellen des Blastoderms auf der Rückenfläche theilen sich ebenfalls und dienen zur Bildung der inneren Schicht. Schließlich bildet sich auf der ganzen Länge des Embryos eine innere Schicht, die an der Bauchfläche aus drei oder vier Zellschichten, und an der Rückenfläche aus zwei Zellschichten besteht. Folglich entsteht das Entoderm und Mesoderm gleichzeitig auf dem Wege der Theilung der Zellen des Blastoderms und ihrer Einwanderung. Interessant ist das verschiedene Verhalten der peripherischen und inneren Zellen gegenüber der Färbung nach der Methode von Ehrlich-Biondi. Die ersteren erhalten dabei eine rosa, die letzteren eine blaue Färbung.

Gleichzeitig mit der Bildung des Blastoderms wandert ein Theil der Furchungszellen nach außen und ordnet sich um das Ei Anfangs mehr oder weniger unregelmäßig (Fig. 6, 7 u. 8 *am*), später aber in Form einer Haube. Die nach außen gewanderten Zellen bilden eine

einschichtige, dem Amnion und der Serosa anderer Insekten analoge Membran des Embryos. Die Zellen der embryonalen Membran sind am Anfang ihrer Bildung nicht scharf von einander gesondert und bestehen aus einem körnigen Plasma und ovalem Kern. Zwischen dem Blastoderm und der dasselbe umgebenden embryonalen Membran bleibt ein Raum, der von einer körnigen Eiweißmasse erfüllt ist.

Am nächsten der von mir studirten Form des *Platygaster instricator* steht *Platygaster sp.*?, der von Professor Ganin studirt wurde.

Zwischen den Angaben von Ganin und den meinigen bestehen Unterschiede, die sich auf die Form des Eies, wie auf den Vorgang der Furchung und die Bildung des Keimstreifens beziehen. Die von Ganin untersuchten Eier hatten ein Stämmchen, an den von mir beobachteten fehlte das Stämmchen. Nach Ganin wird mit dem Beginn der Furchung des Eikernes ein Theil desselben zur Bildung des Blastoderms des Embryos verwendet, aus dem anderen Theil geht die embryonale Membran, das Amnion, hervor, wobei der erste Theil sich auf endogenem Wege vermehrt. Nach meinen Beobachtungen geht die Vermehrung des Eikernes auf dem gewöhnlichen Wege der Theilung vor sich, die embryonale Membran, das Amnion, entsteht aus den Furchungszellen gleichzeitig mit der Bildung des Blastoderms des Embryos.

Dieser Unterschied zwischen meinen Angaben und denjenigen von Ganin erklärt sich wohl dadurch, dass wir es mit verschiedenen Arten von *Platygaster* zu thun hatten. Darauf deuten die verschiedenen Fundstellen, an welchen von mir und Ganin die Eier von *Platygaster* gefunden wurden, sowie die verschiedene Form dieser Eier.

Außer der oben erwähnten Arbeit von Ganin ist über die Entwicklung von *Platygaster* eine kleine Notiz von mir in Form einer vorläufigen Mittheilung erschienen[1]. In dieser Notiz wurde von mir die Vermuthung ausgesprochen, dass die Zellen, die nach Ganin die embryonale Membran, das Amnion, bilden, als gesonderte Eier von *Platygaster* angesehen werden könnten.

Zur Begündung dieser Ansicht wies ich darauf hin, dass ich manchmal in einer Membran drei Eier im Furchungsstadium sah, und dass bis zum Furchungsstadium kein ausgeprägter Unterschied

---

[1] N. Kulagin, Zur Entwicklungsgeschichte von Platygaster instricator. Tageblatt der Zoolog. Abtheilung. Lief. 2. (Russisch.)

zwischen jenen Zellen, die später den Furchungsprocess durchmachen und denjenigen, die GANIN für den Anfangszustand von Amnion hält, besteht. Daraus zog ich die Schlussfolgerung, dass *Platygaster* seine Eier nicht einzeln, sondern in Kokon legt. Spätere Beobachtungen zeigten, dass ich es in diesem Falle mit einer verunstalteten anormalen Form von *Platygaster* zu thun gehabt hatte, und zwar mit einer solchen, wo in ein Ei eines Individuums mehrere Eier von einem anderen Individuum gelegt waren, und wo diese Eier sich weiter entwickelten. Einen ähnlichen Fall beobachtete auch GANIN (Taf. XXX, Fig. 14).

Es ist interessant die Befunde über die Furchung, sowie die Bildung der Schichten und der embryonalen Hülle bei *Platygaster instricator* mit den Angaben zu vergleichen, die in Bezug hierauf von anderen Insekten bekannt geworden sind. Am nächsten den von mir untersuchten Formen kommen selbstverständlich nach den Bedingungen ihrer Entwicklung die parasitischen Arten der Hymenopteren.

Aus der Familie *Pteromalinae* stehen der von mir untersuchten Form von *Platygaster* am nächsten die Arten der Gattung *Teleas*, die von METSCHNIKOFF[1] und AYERS studirt wurden. METSCHNIKOFF untersuchte diejenige Art der Gattung *Teleas*, die ihre Eier in die Eier von *Gerris lacustris* legt, welche an den Blättern der Wasserpflanze *Polygonum amphibium* sitzen, und AYERS[2] diejenige Art von *Teleas*, welche ihre Eier in die Eier von *Oecanthus niveus* legt.

Leider geben sowohl METSCHNIKOFF wie AYERS nur eine sehr kurze Beschreibung ihrer Beobachtungen; dennoch kann man daraus entnehmen, dass die Ähnlichkeit in der Entwicklung von *Platygaster* und *Teleas* in Folgendem besteht: 1) Die Eier der bezeichneten Arten von *Teleas* besitzen wie die Eier von *Platygaster* keinen Dotter; 2) als Resultat der Furchung erscheint ein kugelförmiger Embryo, der aus peripherisch angeordneten Zellen besteht, folglich fehlen hier die sog. Dotterzellen; 3) die inneren Blätter entstehen durch Theilung der Blastodermzellen. Was die embryonalen Hüllen betrifft, so beschreibt METSCHNIKOFF bei der von ihm untersuchten Art ein Amnion, das aus runden Zellen besteht, die über dem

---

[1] E. METSCHNIKOFF, Embryologische Studien an Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XVI. p. 479.

[2] AYERS, On the develop. of Oecanthus niveus and its paras. Teleas. Mem. of the Bost. Soc. of nat. hist. Vol. III. 1884. p. 225.

Blastoderm des Embryos liegen und diesen auf seiner ganzen Oberfläche umgeben. Bei der von Ayers untersuchten Art fehlen die embryonalen Hüllen gänzlich. Noch weniger Angaben finden sich über die Entwicklung von *Pteromalina sp.*, welche ihre Eier in das Ei von *Chrysomela fastuosa* legt, über die Entwicklung von *Polynema sp.*, die ihre Eier in die Eier von *Agrion virgo* legt, und über *Ophioneurus*, welcher in den Eiern von *Pieris brassicae* parasitirt.

Eine vorläufige Mittheilung über die Entwicklungsgeschichte von *Pteromalina sp.* ist von Professor N. P. Wagner gegeben[1]. Die Entwicklungsgeschichte von *Polynema* und *Ophioneurus* beobachtete Professor Ganin[2]. Die Eier der bezeichneten Formen enthalten im Gegensatz zum Ei von *Platygaster* eine geringe Anzahl von Dotterkörnchen.

In Bezug auf die ersten Entwicklungsstadien von *Pteromalina sp.* weist Professor Wagner darauf hin, dass das Blastoderm aus Furchungszellen entsteht, und dass sich nachher im Ei ein embryonaler Streifen bildet; embryonale Hüllen fehlen. Professor Ganin hat keine Bildung von Keimblättern bei *Polynema* und *Ophioneurus* beobachtet, hat aber die Vermuthung ausgesprochen, dass deren Bildung hier in der gleichen Weise erfolgt, wie bei *Platygaster*, mit Ausnahme des Fehlens der embryonalen Hülle, welche bei *Platygaster* vorhanden ist. Ferner beobachtete Ganin, dass die Keime von *Polynema* und *Ophioneurus* in den ersten Entwicklungsstadien aus einer kompakten Zellmasse bestehen, die keine Differenzirung zu Keimblättern zeigt. Die bezeichneten Entwicklungsstadien von *Ophioneurus* und *Polynema* haben große Ähnlichkeit mit den ersten Entwicklungsstadien des von mir untersuchten *Mesochorus*[3]; ein Unterschied besteht nur in einer größeren morphologischen Differenzirung der Elemente bei *Mesochorus*. Das kann übrigens daraus erklärt werden, dass die Entwicklung bei *Ophioneurus* und *Polynema* nicht auf dem Wege der Methode der Schnitte untersucht wurde, und dass daher die Einzelheiten dieser Vorgänge nicht beobachtet wurden. Daraus ergiebt sich die Möglichkeit, dass die Bildung der Keimblätter bei *Polynema* und *Ophioneurus* nicht in derselben Weise erfolgt wie bei *Platygaster*, sondern wie bei *Mesochorus*.

---

[1] N. Wagner, Arbeiten der ersten Versammlung der russischen Naturforscher. 1868. p. 11. (Sektion Zoologie.)

[2] Ganin, l. c.

[3] N. Kulagin, Mittheil. der k. Gesellsch. der Liebh. von Naturwissensch., Anthropol. und Ethnographie. Bd. LXXXV. 1894. (Russisch.)

Schließlich steht nach den Beobachtungen von Bugnion[1] die Entwicklung von *Encyrtus fuscicollis* ganz vereinzelt da. Die Embryonen dieser Art finden sich in den Larven von *Hyponomeuta cognatella*, und sind mehrere auf einmal in einem, außen von einer Cuticula umkleideten und innen aus Epithelialzellen bestehenden, Röhrchen eingeschlossen. Im Inneren des Röhrchens findet sich Nährmaterial für die Keime. Nach der Annahme des Verfassers entsteht das bezeichnete Röhrchen auf dem Wege der Verschmelzung der embryonalen Hüllen von einzelnen Individuen. Leider kann man sich auf Grund der vom Verfasser gegebenen Zeichnungen mit dieser Erklärung nicht einverstanden erklären; diese Zeichnungen lassen eher die Vermuthung zu, dass das beschriebene Röhrchen nicht den Embryonen des Parasiten gehört, sondern dass es den jungen Fettkörper des Wirthes bildet.

Eine Zusammenfassung aller dieser Angaben ergiebt Folgendes: 1) Bei einigen Formen von parasitischen Hymenopteren besitzen die Eier keinen Dotter (*Platygaster*, *Mesochorus*, *Teleas*), bei anderen Formen besitzen die Eier nur unbedeutende Spuren vom Dotter (*Polynema*, *Ophioneurus* und *Pteromalina sp.*). 2) Die Bildung der embryonalen Keimblätter kommt auf zweierlei Art zu Stande. Bei einer Anzahl von Arten (*Platygaster*, *Teleas*) erscheint als Resultat der Furchung das typische Stadium einer Blastula. Die Zellen der inneren Blätter bilden sich dann durch Delamination und Einwanderung von den Zellen der Blastula, wobei ihre Bildung sich nicht auf diejenige Stelle beschränkt, wo der sogenannte Embryonalstreifen liegt, sondern sich auf alle Zellen des Blastoderms ausdehnt. Wir sehen also das, was Metschnikoff[2] sehr richtig als die primäre Art der Bildung vielschichtiger Thiere aus einschichtigen beschreibt. Dagegen lässt die Bildung der Keimblätter bei *Mesochorus*, vielleicht auch bei *Polynema* und *Ophioneurus* nur eine Deutung zu, dass nämlich das erste Entwicklungsstadium dieser Formen das typische Stadium einer Morula vorstellt. Später geht die Bildung der Keimblätter auf folgende Art vor sich: die äußere Schicht der Morula sondert sich als ein vielschichtiges Ektoderm des Embryos ab (eigentlich als Ektoderm und embryonale Hülle), die inneren Schichten als ein Mesoderm und Entoderm. Mit anderen Worten,

---

[1] Bugnion, Recherches sur develop. postembryon., l'anatom. et les moeurs de l'*Encyrtus fuscicollis*. Recueil. Zoolog. Suisse. Tom V. No. 3. p. 453.

[2] Metschnikoff, Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886. p. 126.

bei diesen Formen der parasitischen Hymenopteren erfolgt die Bildung der Keimblätter durch typische Delamination. Bei diesen und anderen Formen geht die Bildung der Keimblätter im mittleren Theile des Embryos schneller vor sich, als auf seinem vorderen und hinteren Pol. 3) Der embryonale Streifen kennzeichnet sich durch eine Reihe dicht stehender cylindrischer Zellen. Die Primitivrinne fehlt entweder ganz (*Platygaster*, *Mesochorus*), oder ist nur schwach ausgesprochen (*Teleas*, *Pteromalina sp.*). 4) Die embryonalen Hüllen fehlen entweder ganz (*Pteromalina sp.*, *Polynema*, *Ophioneurus*), oder erscheinen in Form eines den Embryo von außen ganz umkleidenden Sackes. Sie entstehen aus den allerersten Furchungsprodukten auf dem Wege der Theilung (*Platygaster* nach Ganin) oder aus abgesonderten Zellen des Blastoderms, die an die Peripherie des Eies gerückt sind (*Platygaster* nach meinen Beobachtungen), oder trennen sich in Form einer ganzen Schicht von den peripherischen Zellen (Mesochorus).

II. Die Entwicklung der äufseren Form des Embryos.

Die Bildung des Ektoderms bei *Platygaster* geschieht, wie schon gesagt wurde, fast auf der ganzen Länge des Embryos gleichzeitig, nur auf der Abdominalseite und in der Körpermitte bildet es sich etwas früher als auf der Rückenseite und auf dem vorderen und hinteren Körperende. Nach der Bildung des Ektoderms ändert sich die ganze äußere Form des Embryos. Der Anfangs kugelförmige Embryo nimmt eine mehr oder weniger längliche Form an, wobei das vordere Ende rundoval, das hintere mehr oder weniger verjüngt erscheint. Dann wird der Embryo der ganzen Länge nach plattgedrückt. Das Ektoderm besteht zu dieser Zeit auf der ganzen Oberfläche des Embryos aus cylindrischen Zellen, die in zwei oder drei Reihen geordnet sind. Ferner erscheint auf der Abdominalfläche des Embryos eine seichte Querfurche, die den Embryo in zwei Theile theilt, einen größeren und einen kleineren. Das Erscheinen der Furche erklärt sich, wie unten gezeigt wird, durch die Vertheilung des Mesoderms auf die obengenannten Theile (Fig. 9 *fr*).

Die Stelle, wo die Furche liegt, entspricht der Grenze zwischen zwei Segmenten. Auf der Abdominalfläche gehen die Ektodermzellen des vorderen Theiles direkt auf den hinteren über. Die Länge des Embryos ist zu dieser Zeit 0,381 mm. Ferner erfolgt wahrscheinlich in Folge des ungleichmäßigen Wachsthums des vorderen und hinteren Theiles des Embryos ein Biegen des letzteren

in der Art, dass sein hinterer Theil sich an derjenigen Stelle, wo die Furche erschien, an die Abdominalfläche allmählich anlegt und in der Richtung zum vorderen Ende fortwächst. Mit der weiteren Entwicklung des Embryos wird der vordere Theil, Dank dem Unterschiede im Wachsthum, viel größer als der hintere. Nachher erscheinen auf dem vorderen Kopfabschnitt des Embryos an bestimmten Stellen Anhäufungen von hypodermischen Zellen, die kleiner sind als auf den anderen Kopftheilen. Diese Anhäufungen sind die Anfänge der zukünftigen Gliedmaßen der Larve. Sie treten in folgender Ordnung auf: Anfangs erscheinen ein Paar Anhänge seitlich am vorderen Ende des Kopfabschnittes, das sind die zukünftigen Fühler der Larve (Fig. 10 *ant*); gleichzeitig bilden sich zur Seite des Mundes ein Paar Auswüchse, deren Basen weit aus einander gerückt sind. Diese Anhänge liefern, wie weitere Beobachtungen zeigen, die sogenannten Krallenfüße (Fig. 10 *mn*). In dem Maße, wie die Bildung der genannten Anhänge vor sich geht, bemerkt man eine mehr oder weniger scharfe Sonderung der Segmente im hinteren Theil des vorderen Abschnittes des Embryokörpers (in der Nähe jener Stelle, wo die Furche liegt, die den Körper des Embryos in zwei Theile theilt). Es erscheinen drei solcher Segmente. Nach der Bildung der bezeichneten Segmente besteht der Embryo aus drei Theilen: aus einem vorderen großen Theil, der nicht segmentirt ist, aus drei schmalen Segmenten, und aus dem hinteren Abschnitt, der sich gegen die Abdominalfläche des vorderen Abschnittes einbiegt. Beim Betrachten des Embryos von oben ist nur das Kopfsegment zu sehen. Gleichzeitig mit dem Erscheinen der bezeichneten Segmente erscheinen am hinteren Theile des vorderen nicht segmentirten Abschnittes ein Paar Extremitäten in Form konischer Auswüchse (Fig. 10 f_I).

Bei *Platygaster Herrickii*, welchen ich in den Larven der minirenden Fliege *Agromyza* gefunden habe, bemerkt man ebenfalls ein Zerfallen des Embryos in zwei große Segmente, wobei der Embryo Anfangs in seiner ganzen Länge gestreckt ist, später biegt sich das hintere Ende schwach gegen die Abdominalfläche des vorderen um. Ferner besteht ein zweiter Unterschied in der Entwicklung der äußeren Form des Embryos von *Platygaster Herrickii* im Vergleich zu derjenigen des Embryos von *Platygaster instricator* darin, dass am vorderen Ende des Embryos sich der Kopf und drei Thoraxalringe absondern (Fig. 11 *I*, *II*, *III*). Gleichzeitig erscheinen am Kopfe zwei Paar Anhänge, die zukünftigen Krallenfüße und Antennen

(Fig. 11 *ant* und *kr*). Auf jedem der Thorakalsegmente erscheinen ebenfalls ein Paar Anhänge (Fig. 11 *f*). Der hintere Theil bleibt ungegliedert.

Bei *Platygaster sp.*, welcher von mir in der Larve der Fliege *Phytomyza* gefunden worden ist, geht die Entwicklung der äußeren Form in der gleichen Weise vor sich wie bei *Platygaster instricator*, nur mit dem Unterschiede, dass die ersten Anhänge, die am vorderen Theil des Embryos erscheinen, nicht in einer Anzahl von drei Paaren, sondern von vier Paaren erscheinen. Das erste Paar bildet die zukünftigen Antennen der Larve, die folgenden zwei Paare die Mundanhänge und das vierte Paar an der Grenze des vorderen unsegmentirten Theiles lappenförmige Auswüchse. Ferner liegt bei der letzten Art im Gegensatz zu *Platygaster instricator* das zweite Paar der Anhänge in der Nähe der Mundöffnung, wobei die Basen sich einander nähern.

Die Larve von *Platygaster*, welche ich in der Larve von *Hyponomeuta pomonella* gefunden habe, hat folgenden äußeren Habitus: ein großes Kopfsegment mit ebensolchen Anhängen wie bei *Platygaster instricator*, mit der Ausnahme, dass die sogenannten Pseudopodien fehlen. Dem Kopfsegment reihen sich acht Körpersegmente ohne Auswüchse an, schließlich folgt das große hintere Segment.

Zur Zeit, wenn bei den von mir beschriebenen *Platygaster*-Formen die Endglieder am vorderen Ende erscheinen, modificirt sich auch das hintere Ende; es bildet sich nämlich in der Mittellinie eine kleine Furche, die diesen Körpertheil in zwei Lappen, in die sogenannten Caudalfortsätze, theilt (Fig. 1 *pl*). Etwas später bemerkt man im hinteren Theil, dass er sich in zwei Segmente getheilt hat, wobei beide Paare der oben bezeichneten Anhängsel am Endsegment bleiben.

Das Wachsen der erschienenen Gliedmaßen geht bei der weiteren Entwicklung der *Platygaster*-Embryonen nicht gleichmäßig vor sich. Während ihr vorderes Paar in der Form eines kleinen Hügels verbleibt, wächst das zweite und dritte Paar mehr in die Länge und spitzt sich am freien Ende zu. Noch mehr verlängern sich bei *Platygaster instricator* die Anhänge des analen Segmentes, und dabei besonders ihr letztes Paar. Ihre Länge erreicht 0,118 mm. Der hintere nicht gegliederte Theil dieses Insektes wird ebenfalls in vier Segmente getheilt, wobei die Auswüchse des letzten Segmentes mehr in die Länge ausgezogen erscheinen, als bei der ersten Art. Etwas später biegt sich ihr freies Ende hakenförmig ein.

Die Thorakalgliedmaßen verbleiben bei *Platygaster Herrickii* in der Form von kleinen Hügelchen. Später erscheint am ersten Paar der Anhänge von *Platygaster* (Fig. 10 *ant*) eine Querfurche, die sie in zwei Gliederchen theilt: in ein breiteres basales und ein schmäleres terminales. Das äußere Aussehen der *Platygaster*-Larven erinnert zu dieser Zeit an dasjenige eines Cyclops aus der Klasse der Crustaceen. Dabei ist diese äußere Ähnlichkeit am stärksten bei der Art *Platygaster instricator* ausgeprägt, bei welcher der vordere nicht gegliederte Theil viel breiter erscheint im Vergleich zu dem hinteren gegliederten, und außerdem besitzt das hintere letzte Segment vier lange dünne Anhänge (Fig. 10 *hf*). Bei der Art *Platygaster Herrickii* ist diese äußere Ähnlichkeit mit einem Cyclops geringer, da der vordere nicht gegliederte Theil wenig breiter als die hinter ihm liegenden Segmente ist, und die Anhänge des letzten Segmentes viel weniger entwickelt sind als bei der vorangehenden Art. Ihre Größe ist 0,018 mm.

Gleichzeitig mit den ersten Anfängen der Extremitäten wird auf der Abdominalseite des Embryos von *Platygaster* das Ektoderm nach innen zur Bildung des Mundes eingezogen. Dabei verdickt sich der vordere Rand der Mundöffnung und wird nachher zur Oberlippe. Die Unterlippe wird entweder aus einem Paar nicht scharf abgesetzter, sehr kleiner Hügelchen gebildet, die am unteren Rande der Mundöffnung liegen, so z. B. bei *Platygaster sp.* aus der Larve der *Phytomyza*, oder durch die Verdickung des unteren Randes der Mundöffnung, ähnlich der Oberlippe. Letzteres beobachtet man bei *Platygaster instricator* und *Platygaster Herrickii.* Diese Hügelchen verschmelzen bald zu einem Plättchen. — Die anale Öffnung erscheint in Form einer kleinen Vertiefung zwischen dem letzten Paar der Anhänge. Bei *Platygaster Herrickii* erscheint die anale Öffnung früher als die Mundöffnung.

Zur Zeit der Bildung der Gliedmaßen verändern sich bei *Platygaster instricator* und *Platygaster Herrickii* die embryonalen Hüllen. Die embryonale Hülle hat bei der ersten Art, bis zur Bildung der Gliedmaßen, das Aussehen eines den Embryo von allen Seiten umkleidenden Sackes; die Wandungen des Sackes bestehen aus großen, von einander nicht gesonderten Zellen mit deutlich bemerkbaren Kernen. Ein Theil solcher Zellen kommt manchmal zwischen der Wandung des Embryos und der Hülle vor. Nach der Bildung der Extremitäten verwischen sich die Grenzen der Zellen der embryonalen Hülle noch mehr; später werden die Zellkerne nach und nach

resorbirt, wobei sie in kleine einzelne Körnchen zerfallen, und schließlich erscheint der Embryo, und namentlich sein vorderes Körperende, wie von einer eiweißartigen kleinkörnigen Masse umgeben. Bei *Platygaster Herrickii* wächst die embryonale Hülle Anfangs sehr stark, so dass sie die Form eines vielgefalteten Sackes erhält. Die Wandungen des Sackes bestehen aus großen kubischen, scharf von einander abgegrenzten Zellen mit runden Kernen (Fig. 12 *am*). Später bildet sich auf der äußeren Seite der embryonalen Hülle eine Schicht von Chitin. Vor dem Ausschlüpfen des Embryos nach außen wird die Hülle in Form eines Sackes abgeworfen.

Was die äußere Form der Embryonen der parasitischen Hymenopteren betrifft, so existiren theils Angaben über die Art, wie die eine oder die andere äußere Form der Larve sich bildet, theils sehr viele Beschreibungen der äußeren Form solcher Parasitenlarven, die sich schon fertig gebildet haben. Zu den Beobachtungen ersterer Art gehören folgende. Nach den Angaben von METSCHNIKOFF[1] nimmt der Embryo von *Teleas* zunächst eine verlängerte Form an, krümmt sich nachher bogenförmig und bildet schließlich am vorderen Körperende den abgesetzten Kopf aus. An diesem erscheinen dann die Anfänge der Kiefer. Bei fernerer Entwicklung des Embryos verlängert sich sein hinteres Körperende, das in einer zugespitzten Cauda ausläuft. An den Seiten des Embryos erscheinen feine Härchen.

Nach GANIN[2] geht die Bildung der äußeren Form des Embryos von *Platygaster* in folgender Weise vor sich. An dem ovalen Embryo erscheint in der Mitte eine kleine quere Furche, die ihn in zwei Theile theilt — in einen vorderen Kopftheil und in einen hinteren Caudaltheil. Nachher biegt sich in Folge des ungleichmäßigen Wachsthums der beiden Theile der hintere Theil stärker gegen die Abdominalseite des vorderen und wächst in der Richtung des letzteren. Ferner theilt sich der Caudalschnitt des Embryos in zwei Segmente, wobei am Ende des letzten Segmentes eine kleine Vertiefung erscheint. Bei weiterer Entwicklung des Embryos sondern sich deutlich an dem Caudalabschnitt vier Segmente, und an der Kopfabtheilung erscheinen die Anfänge von drei Extremitätenpaaren: Antennen (Fühler), Krallenfüße und lappenförmige Gebilde. Gleichzeitig damit erscheint am Kopfsegment die Mundöffnung und

---

[1] l. c. p. 479.
[2] l. c. p. 381.

am Caudalabschnitt der After. Die weitere Entwicklung des Embryos besteht in der Vergrößerung der Zahl der Segmente des Caudaltheiles (bis 5) und in der Differenzirung der Anhänge des hintersten Segmentes. Dabei werden diese Anhänge sehr lang und es erscheinen an ihren Seiten entweder zähnchen- oder fadenförmige Gebilde. Vor dem Verlassen der Eischale hat der Embryo eine cyclopsartige Form, die Rückenseite ist mehr oder weniger konvex, die Abdominalseite ist flach. Am Kopftheil des Embryos, welcher breiter ist als das Caudalende, findet sich ein Paar Antennen, stark entwickelte Krallenfüße, und ein Paar lappenförmiger Gebilde. Außerdem ist die Mundöffnung von der unteren Seite her begrenzt durch ein unpaares Plättchen, die Unterlippe, und unweit von dieser steht hinter ihr ein kleiner unpaariger Haken. Der Caudalabschnitt besteht aus fünf Segmenten, von denen das letzte ein oder zwei Paar Anhänge mit seitlichen Auswüchsen trägt.

Die Bildung der äußeren Form der Embryonen von *Polynema* kommt, nach den Beobachtungen von Ganin, auf anderem Wege zu Stande, als bei *Platygaster*. Bei *Polynema* hat der Embryo in den ersten Entwicklungsstadien eine verlängerte Form. Später sondern sich am Körper des Embryos Anfangs zwei Theile: der Rumpf und der Caudalabschnitt, nachher drei: ein Kopffortsatz, ein mittlerer ovaler Theil und ein hinterer kurzer und schmaler Theil. An der Grenze zwischen dem Kopftheil und dem mittleren Rumpfsegment erscheint die Mundöffnung. Bei weiterer Entwicklung des Embryos wird sein Körper in sechs Segmente gegliedert. Am Kopfsegment vor der Mundöffnung erscheinen folgende Fortsätze: ein Paar Fühler und ein Paar Krallen, hinter dem Munde vier kleine Cuticularhügelchen, die in zwei Reihen geordnet sind. Ein Paar ähnlicher Hügelchen wird auch auf dem Segment gebildet, das hinter dem Kopf liegt, und schließlich ein Paar zapfenförmiger Auswüchse auf dem hinteren Segment.

Der Embryo von *Ophioneurus* hat nach den Beobachtungen von Ganin eine ovale ungegliederte Form; auf seinem einen Ende findet sich die Mundöffnung, auf dem anderen die anale Öffnung. Bei der ferneren Entwicklung bilden sich in der Nähe der Mundöffnung ein Paar Mandibeln. Der Körper ist vollständig ungegliedert. — Die Entwicklung der äußeren Form des Embryos von *Teleas* geht in folgender Weise vor sich: der ovale Leib des Embryos zerfällt in zwei Theile: in den Kopftheil und Caudaltheil. Die Mundöffnung erscheint am ersten Segment etwas früher als die anale am letzten

Segment. Nachher stehen am vorderen Segment folgende Fortsätze: ein Paar Antennen, ein Paar Krallenfüße, und ein verhältnismäßig fern von der Mundöffnung abstehender unpaariger Anhang, die Unterlippe. Am Caudaltheil erscheinen Borstchen, die in drei Bündel geordnet sind: zwei an den Seiten und einer am hinteren Ende.

Die äußere Form des *Teleas*-Embryos[1], welcher von Ayers studirt wurde, bildet sich etwas anders als der der vorangehenden Art. Nach den Beobachtungen von Ayers hat der Embryo die Form eines Halbmondes mit einer Furche, die auf der von ihm gegebenen Zeichnung wenig deutlich bemerkbar ist, dabei ist sein zukünftiger Kopftheil etwas breiter als der hintere Abdominaltheil. Nachher bildet sich unweit des zugespitzten Endes des Kopftheiles die Mundöffnung, um welche in Form von vier Chitinhügelchen die Anfänge der Kiefer erscheinen. Bei weiterer Entwicklung wird die Larve gegliedert, die Anzahl der Glieder variirt zwischen fünf bis acht. Auf der Mittellinie von jedem Gliede erscheinen zahlreiche Börstchen; das anale Segment wird zum langen Schweifauswuchs ausgezogen, welcher an den Seiten Börstchen und Hügelchen in Form von Zähnchen trägt. Außerdem traf Ayers Larven, bei denen Auswüchse, die dem oben beschriebenen Schweifauswuchs ähnlich waren, sich auf der Rückenseite des Kopfes, auf dem Thorax und über der Basis des Schweifansatzes befanden.

Diese Larve von *Teleas* geht nach den Beobachtungen von Ayers in ein zweites Stadium über, welches der von Professor Ganin beschriebenen cyclopsähnlichen Larve von *Platygaster* sehr ähnlich ist. In diesem Stadium hat die Larve am Kopfsegment ein Paar Fühler, ein Paar Krallenfüße und eine Unterlippe; letztere erscheint zunächst in Form eines Chitinauswuchses auf der unteren Seite des Mundes, und nimmt später einen komplicirteren Bau an, entweder die Form einer Rinne, oder eines an den Schnabel eines Raubvogels erinnernden Schnabels. Außerdem befinden sich zwischen den Kiefern und der Unterlippe jederseits ein Paar Hügelchen, die in ihrem Bau sehr variiren. Der Kopftheil wird vom Abdominaltheil durch eine Furche getrennt; auf dem Rande dieser Furche befindet sich eine kleine Cuticularwelle, von verschiedener Form bei verschiedenen Larven. Das Abdomen erweitert sich an der Basis flaschenförmig, sein anales Ende ist nach unten gebogen und endet mit einem hohlen

---

[1] l. c. p. 266.

cylindrischen Ansatz mit zahnähnlichen Auswüchsen an den Seiten. Außerdem befindet sich an der Basis des Abdomens jederseits ein mit Borsten bedeckter Auswuchs.

Ferner ist von mir[1] eine Larve beschrieben worden, die im Darmkanal von *Cecidomyia* gefunden worden ist; bei ihr war das vordere Kopfsegment im Verhältnis zum hinteren Abdominalsegment wenig erweitert und die Anhänge des hinteren Segmentes sehr verkürzt. Diese Larve nimmt nach der äußeren Form ungefähr den Mittelplatz zwischen der cyclopsähnlichen Larve und der gewöhnlichen wurmartigen ein. Ihre Mundtheile wurden von mir nicht untersucht, da ich nur ein Exemplar von derselben gefunden habe. Nach den Beobachtungen von Bugnion[2] hat der Embryo von *Encyrtus fuscicollis* Anfangs eine ovale, verlängerte Form, später sondert sich an ihm der Kopf, noch später die Rumpfsegmente in der Zahl von zwölf. Am Kopfe bilden sich Mundanhänge.

Über die Form völlig ausgebildeter Parasitenlarven giebt es sehr viele Angaben. So z. B. beschrieb Leon Dufour[3] eine Larve von *Chalcis foscolombei*, die von ihm in der Puppe der Fliege *Sarcophaga* gefunden worden ist; Riley[4] die Larve von *Pimpla conquisitor*, die in der Larve des Schmetterlings *Aletia* parasitirt, Perez[5] die Larve von *Pteromalus macronychivorus*, Ratzeburg die fischartige Larve von *Ichneumon sp.*, die er in einem Käfer der Gattung *Polygraphus*[6] gefunden hat. Die gleiche Larve fand später J. Schewyrew[7] in den Puppen von *Pieris crataegi*, die in Russland und an vielen anderen Orten vorkommen. Alle bis jetzt beschriebenen Larven haben eine wurmartige Form; auf dem vorderen Körperende befindet sich ein abgesonderter Kopf, manchmal von großen Dimensionen; das hintere Ende geht nicht selten in einen Caudalauswuchs über. Die Anzahl der Körpersegmente variirt zwischen 12 und 14. Am Kopfe befinden sich Fühler, ein Paar stark

---

[1] N. Kulagin, Zur Entwicklungsgeschichte von Platygaster. Tageblatt der Zoolog. Abtheil. der Gesellsch. der Liebhaber von Naturwissenschaften und des Zoolog. Museums. Lief. 2. p. 15. (Russisch.)

[2] Bugnion, l. c. p. 437.

[3] Ann. Soc. ent. France 1841. p. 11.

[4] Riley, U. S. Departement of Agricult. Entomol. Commission 1885. p. 112.

[5] Perez, Ann. Soc. entom. France 1863. p. 631.

[6] Ratzeburg, Die Ichneumonen der Forstinsekten. T. III. p. VIII.

[7] Schewyrew, Über die schädlichen Insekten der Steppenforsten. St. Petersburg 1892. (Russisch.)

entwickelter oberer Kiefer, ein Paar unterer Kinnladen, welche wenig entwickelt sind, eine Ober- und eine Unterlippe.

Nach alle Dem kommt bei den parasitischen Hymenopteren die Entwicklung der äußeren Form der Larve in der einen Gruppe, wie es scheint, auf dem gleichen Wege zu Stande, wie bei den frei lebenden Formen. Wenigstens spricht dafür die Thatsache, dass als Endresultat bei diesen wie bei den parasitären Formen die wurmartige Form der Larve erscheint. Bei den anderen parasitischen Hymenopterenlarven tritt zunächst die Theilung der Larve in zwei Theile auf: in den vorderen Kopftheil und den hinteren Caudaltheil, wobei bei den einen Formen die Larve mit einer solchen Gliederung des Körpers das Ei verlässt (*Teleas*, *Ophioneurus*), bei den anderen Formen sich noch eine weitere Theilung des Abdominaltheils in Segmente vollzieht, wobei dessen hintere Strecke entweder gegliedert (*Platygaster instricator*), oder ungegliedert (*Platygaster Herrickii*) erscheint. Bei denjenigen parasitären Larven, bei denen eine Theilung in zwei Abschnitte auftritt, unterscheidet sich der vordere Körpertheil entweder wenig an Größe vom hinteren Caudaltheil, oder übertrifft den letzteren ganz bedeutend.

Zwischen der Körpergliederung bei den parasitischen Larven der letzteren Art und der Gliederung bei frei lebenden Formen, lässt sich kein scharfer Unterschied konstatiren. Die Bildung der äußeren Körperform bei den frei lebenden Formen beginnt damit, dass das Kopfsegment sich absondert, nachher vollzieht sich eine weitere von vorn nach hinten vorschreitende Segmentirung. Ganz zuletzt sondern sich die Segmente im Caudaltheil des Embryos. Solche Beobachtungen sind von CHOLODKOWSKI an *Phyllodromia*, von HEYDER an *Hydrophilus*, und von vielen Anderen gemacht worden.

Die Meinung GRABER's über die sogenannte Segmentation wird Angesichts der ungenügenden Untersuchung dieser Frage zur Zeit kaum von irgend einem Zoologen getheilt. In einem bestimmten Entwicklungsstadium besteht der Embryo der frei lebenden Formen aus zwei Theilen: aus dem vorderen Kopf- und dem hinteren Thorakaltheil, welcher mit dem Abdominaltheil verschmolzen ist. Das Gleiche beobachten wir auch bei den Parasiten. Der ganze Unterschied lässt sich damit ausdrücken, dass bei einigen Parasiten der Kopftheil von gleicher Größe oder nur etwas kleiner als der Abdominaltheil erscheint. Übrigens ist bei einigen Formen, wie z. B. bei der Larve von *Platygaster sp.*, die von mir im Darmkanal von *Cecidomyia* gefunden wurde, auch dieser Unterschied nicht deutlich

ausgesprochen, da in diesem Falle der Kopftheil an Größe im gleichen Verhältnis zum Rumpf steht, wie bei frei lebenden Formen. Später vollzieht sich bei den frei lebenden Formen eine weitere Theilung des Körpers in Segmente von vorn nach hinten, wobei, wie schon gesagt, die Segmente im Caudaltheil sich ganz zuletzt absondern.

Bei den parasitischen Larven erfolgt bei den einen eine Gliederung in nicht mehr als zwei Segmente, wie z. B. bei *Ophioneurus* und *Teleas*, bei den anderen Formen, wie z. B. bei *Platygaster Herrickii* erfolgt eine Gliederung nur im Caudaltheil, und schließlich findet sich bei *Platygaster instricator* und *Platygaster sp.* die Gliederung auf dem ganzen Körper. Es scheint somit, als ob die parasitische Lebensart der Larven ihre Metamerie aufhält, wobei letztere entweder nur im hinteren Theil fehlt, wo später die Gliederung auch bei frei lebenden Formen erfolgt, oder es ist die Gliederung bei der definitiven Form des Parasiten nur durch zwei Segmente repräsentirt, durch das allererste Stadium der frei lebenden Formen.

Was die definitive Form der Parasitenlarven betrifft, so bemerken wir hier: erstens kommen wurmartige Larven vor, die nach dem gesammten Habitus ganz mit den Larven der frei lebenden Formen verwandt sind. Solche sind z. B. die Larven von *Mesochorus*, *Microgaster* und anderer Arten. Bei anderen Larven erhält sich zwar die allgemeine Gliederung des Körpers, aber zur gleichen Zeit bemerkt man auch eine Modificirung des vorderen und hinteren Körperendes im Vergleich mit dem, was bei freilebenden Hymenopteren der Fall ist. Eine solche ist z. B. die Larve von *Platygaster sp.*, die von mir im Darmkanal von *Cecidomyia* gefunden worden ist, und die, leider wegen Mangel an Material, nicht bestimmt wurde. Hierher gehört auch das erste Stadium der Larve der Gattung *Polynema*, die von Ganin studirt wurde. Eine dritte Gruppe von Larven bilden die sogenannten cyclopsartigen. Von diesen Larven erscheint als am wenigsten modificirt die Larve von *Platygaster Herrickii*, an welcher ein Kopf, eine gegliederte Brust mit drei Paaren von Extremitäten, und ein ungegliederter Bauch vorhanden ist, ferner findet sich bei *Platygaster instricator* und bei *Platygaster sp.*, die von mir und Prof. Ganin untersucht wurden, ein vorderer, breiter, ungegliederter Kopftheil und ein hinterer, sich allmählich verjüngender gegliederter Theil, mit Anhängseln am Ende, folglich fehlt bei denselben ein gesonderter Thorax. Schließlich gehören zu der letzten Larvengruppe die Larven von *Ophioneurus* und die Larven der Familie *Teleas*, die von

Ganin studirt wurden. Bei diesen Larven bemerkt man nur zwei Theile, einen Kopf- und einen Rumpftheil, welche beide ungegliedert sind.

Die Extremitäten der parasitirenden Hymenopteren zeigen folgendes ungleiches Verhalten: einmal giebt es Larven, bei denen die Kopfanhänge gut entwickelt sind, und die aus einem Paar Fühler, der Oberlippe, den Mandibeln, Maxillen und der Unterlippe bestehen, und wo daneben sich Anlagen von Extremitäten an den Segmenten des Thorax und des Abdomens finden. Solche haben z. B. die Larven von *Pimpla conquisitor*, *Chalcis foscolombei*, in den späteren Stadien die Larve von *Microgaster* und viele andere. Ferner finden sich bei *Platygaster sp.* aus der Larve der Fliege *Phytomyza* am Kopfe folgende Anhänge: ein Paar Antennen, ein Paar Mandibeln und ein Paar Maxillen. Die Oberlippe ist durch eine Hautfalte repräsentirt, und die Anlage der Unterlippe besteht aus zwei Hügelchen, welche nachher mit einander verschmelzen. Die Thorakal- und Abdominalsegmente, mit Ausnahme des allerletzten (wovon unten die Rede sein wird), haben keine Anhänge. Nach der Form der Extremitäten steht der bezeichneten *Platygaster*-Art die von Ganin beschriebene *Polynema sp.* sehr nahe. Bei dieser Form stehen am Kopfe ein Paar Antennen, ein Paar Mandibeln und vier Hügelchen, die zu je zwei in einer Reihe stehen (die Maxillen und eine paarige Unterlippe). Ähnliche Hügelchen finden sich auch an den Brustsegmenten.

Bei anderen parasitären Hymenopterenlarven sind Extremitäten nur am Kopfe vorhanden, und bestehen aus einem Paar Fühler und einem Paar Mandibeln; die Unterlippe ist ein Chitinauswuchs auf der unteren Seite des Mundes. Eine solche Bildung ist z. B. die Larve von *Teleas*, die von Ayers studirt wurde.

Die Arten von *Platygaster instricator*, *Platygaster Herrickii*, *Platygaster sp.*, welche von Professor Ganin studirt wurden, haben am Kopfe ein Paar Fühler, ein Paar Mandibeln und ein Paar lappenförmiger Anhänge, die sich an der Grenze zwischen Kopf und Thorax befinden; die Maxillen fehlen. Die Ober- und Unterlippe erscheint als eine Verdickung des oberen und unteren Mundrandes. Außerdem finden sich bei *Platygaster Herrickii* Anfänge von Extremitäten an den Thorakalsegmenten. Am schwächsten sind die Extremitäten bei der von Metschnikoff beschriebenen *Ophioneurus sp.* und *Teleas sp.* entwickelt. Bei diesen Formen findet sich am Kopfe nur ein Paar Mandibeln. Schließlich fehlen bei den Larven von

Microgaster in den ersten Entwicklungsstadien Anhänge gänzlich am Kopfe wie am übrigen Körper.

Um das Kapitel über die Entwicklung der äußeren Form der Embryonen der parasitischen Hymenopteren abzuschließen, ist es nothwendig, ihre Extremitäten mit denjenigen der freilebenden Formen zu vergleichen und zu zeigen, welche Extremitäten der freilebenden Formen den Extremitäten der Parasiten entsprechen. Bei vielen solchen Parasiten, wie bei *Pimpla conquisitor*, *Chalcis foscolombei* und anderen, zeigen die Extremitäten des Kopfes wie des Thorax keine Unterschiede von denen der freilebenden Formen. Andere Parasitenformen, wie z. B. *Platygaster sp.* aus der Larve von *Phytomyza*, unterscheiden sich von den freilebenden Formen hauptsächlich durch, im Verhältnis zu den anderen Mundanhängen, stark entwickelte Mandibeln. Dieser Unterschied ist noch stärker bemerkbar als bei der vorangehenden Form, bei *Polynema*, bei welcher die Mandibeln und die Unterlippe nur in Form von ganz kleinen Hügelchen erscheinen. Übrigens bemerkt man manchmal eine starke Entwicklung der Mandibeln im Verhältnis zu den anderen Mundanhängen auch bei den freilebenden Formen der Hymenopteren. Ferner finden sich unter den Parasiten, wie schon bemerkt, auch solche Formen, wie *Platygaster instricator*, *Platygaster Herrickii*, die von Professor Ganin untersuchte Form *Platygaster sp.*, die am Kopftheil nur ein Paar Fühler, ein Paar stark entwickelter Anhänge, die sogenannten Krallenfüße, und ein Paar lappenförmiger Fortsätze an der Grenze zwischen dem Kopfsegment und den Bauchsegmenten haben. Die letzten zwei Paare der Anhänge unterscheiden sich nach Form und Lage (seitlich am Kopfe) so scharf von dem, was wir an freilebenden Arten sehen, dass sich von selbst die Frage aufdrängt, welchen Fortsätzen der freilebenden Formen sie homolog sind. Eine richtige Lösung dieser Frage kann freilich wohl nur auf Grund des Studiums der Innervation dieser Fortsätze gefunden werden. Leider erscheinen die verschiedenen Nervenganglien der parasitären Larven in eine gesammte Masse koncentrirt, so dass von einzelnen gesonderten Nervenknoten für die verschiedenen Fortsätze nicht die Rede sein kann. Andererseits sind das supra- und das infraösophageale Kopfganglion so nahe an einander gelegen, dass es sehr schwierig ist zu sagen, wo diejenigen Nerven entspringen, die zu den sogenannten Krallenfüßen gehen. Daher kann eine Homologie zwischen den Kopfanhängen der parasitischen mit denjenigen

der frei lebenden Formen zur Zeit nur auf Grund des Studiums ihrer äußeren Form durchgeführt werden.

Die Krallenfüße kann man von diesem Standpunkte aus als Homologa der Mandibeln der frei lebenden Formen betrachten, und zwar aus dem Grunde, dass bei einigen parasitischen Formen, wie z. B. *Platygaster sp.*, aus der Larve von *Phytomyza*, solche Anhänge unzweifelhafte Mandibeln sind, da hier die Maxillen und die Unterlippe in typischer Weise vorhanden sind.

Über die Homologie der lappenförmigen Ansätze an der Grenze zwischen dem Kopf- und Thorakalsegment kann, wie es scheint, nur eine Erklärung gegeben werden. Beim Studium der Entwicklungsgeschichte von *Bombyx mori* konstatirte zuerst Professor A. TICHOMIROW[1], dass bei diesem Insekt in Form von zwei paarigen Auswüchsen entstehen: 1) eine echte Unterlippe, und 2) eine Pseudounterlippe, die zwischen den zwei unteren Kinnladen erscheint. Bei weiterer Entwicklung erhielt die Pseudolippe das Übergewicht, und das Schicksal der echten Lippe bleibt unbekannt, vielleicht erhält sie sich in Form des Hypopharynx. Bei den *Platygaster*-Arten, die von mir untersucht wurden, entsteht die Unterlippe, die bei der Larve als ein paariges Plättchen besteht, in Form von zwei Hügelchen, und kann mit der echten Unterlippe der Insektenlarven, welche von Professor TICHOMIROW gezeigt wurde, verglichen werden. Die obengenannten lappenförmigen Auswüchse können als paarige Anlagen einer Pseudounterlippe betrachtet werden. Bei den von mir untersuchten *Platygaster*-Arten erhalten sich somit Mundwerkzeuge nur in solcher Form, wie sie in frei lebenden Formen nur in den allerersten Entwicklungsstadien erscheinen. Es ist von Interesse hervorzuheben, dass bei parasitischen Hymenopteren die Schnurrbärtchen bei ihrer Entstehung eine postorale Lage haben, da das nach den Beobachtungen von N. A. CHOLODKOWSKI auch bei *Phyllodromia germanica* der Fall ist.

Die Caudalanhänge aller parasitischen Hymenopteren lassen sich in folgende Formengruppen zusammenstellen: bei einigen Arten, wie z. B. *Pimpla conquisitor*, *Anomalon*, *Mesochorus splendidus* und anderen, zieht sich das hinterste Segment in die Länge aus und erscheint in Form eines Caudalauswuchses. Eine Veränderung des hintersten Segmentes ähnlicher Art wird auch bei einigen freilebenden Formen der Hymenopteren beobachtet. Bei anderen Formen dieser Parasiten erfolgt, wie es scheint, ein starkes Auswachsen der

---

[1] l. c. p. 44.

Caudallappen; so bei der Larve von *Platygaster*, die von Ganin beschrieben wurde (Taf. XXI, Fig. 3). Analoge Thatsachen sind bei freilebenden Insektenformen, so weit mir bekannt, nicht beobachtet worden. Schließlich können die Schweifanhänge von *Platygaster instricator* und *Platygaster sp.* (vgl. Ganin, Taf. XXXI, Fig. 2, 4) als den als Styli bezeichneten Fortsätzen der freilebenden Formen analog betrachtet werden.

III. Derivate des Ektoderms.

Das Ektoderm der von mir untersuchten parasitirenden Insektenarten aus der Gruppe der Hymenopteren, *Platygaster instricator* und *Platygaster Herrickii*, wird, wie bereits erwähnt worden war, von den Furchungszellen, die an der Peripherie des Eies liegen, gebildet; die Bildung des Ektoderms erfolgt gleichzeitig an der ganzen Oberfläche und vollzieht sich rascher als die der inneren Organe.

Das Hautepithel dieser parasitirenden Hymenopteren bildet sich aus dem Ektoderm. Die Zellen des Ektoderms, welche den Embryo von allen Seiten einschließen, und Anfangs mehr oder weniger rund sind, nehmen bald, indem sie näher zusammenrücken, eine cylindrische Form an, und bewahren diese Form während des Larvenlebens recht lange (Fig. 12 *h*).

Das Chitin bildet sich erst in späteren Stadien, nachdem sämmtliche innere Organe sich bereits entwickelt haben. Vor der Bildung des Chitins habe ich an verschiedenen Stellen des Körpers unter der äußeren Schicht der Matrix Zellengruppen wahrgenommen, welche sich wenig von den anfänglichen Zellen des Ektoderms unterscheiden. Diese Zellen findet man hauptsächlich an den Seitenflächen und an der Oberfläche der Larve. Vor der Häutung vermehren sich diese Zellen und sammeln sich unter der Hypodermis. Während der Häutung schmilzt sowohl die Zahl der einzelnen Zellengruppen als auch die Zahl der Zellen selbst zusammen. Die erwähnten Zellengruppen haben, wie es scheint, große Ähnlichkeit mit den Drüsenzellen, die von Verson[1] bei der Raupe von *Bombyx mori* beschrieben sind, und welche nach seiner Meinung mit der Häutung der Larve in Zusammenhang stehen.

Die Funktion dieser Zellen kann nach meiner Meinung neben der drüsigen Bedeutung, die Verson annimmt, auch noch eine

[1] E. Verson, Altre cellule glandulari di origine postlarvale.

andere sein. Die Untersuchungen von VITZOU[1] haben nämlich gezeigt, dass das Chitin der Crustaceen nicht als Sekretionsprodukt der Matrixzellen aufzufassen ist, sondern dass sich die Zellen der äußeren Schicht der Matrix selbst in Chitin umwandeln. Dasselbe wurde von mir an der Raupe von *Pieris Brassicae* und von mehreren Studenten, die im zoologischen Museum gearbeitet haben, an den Raupen von *Pieris rapae* und *Ichneumon* beobachtet.

Die neue Schicht der Matrix, welche die Stelle der Schicht, die in Chitin umgewandelt ist, einnimmt, verdankt bei den von mir untersuchten Formen ihre Bildung, wie es mir scheint, den oben erwähnten Zellengruppen, die unter dem Hautepithel liegen. Dafür spricht wenigstens erstens deren starke Vermehrung vor der Häutung, und zweitens die Verminderung der Zahl dieser Zellen während der Häutung der Larve. Die in den Metameren vertheilten Zellengruppen, welche von Professor TICHOMIROW beim Embryo von *Bombyx mori*, von VIALLANES[2] bei *Eristalis*, von Professor KOROTNEFF bei *Gryllotalpa* beschrieben wurden, lassen sich möglicherweise als ebensolche Elemente auffassen.

Der Vorder- und der Hinterdarm entsteht bei den von mir untersuchten Parasiten durch gleichzeitige Einstülpung der Hypodermis am vorderen und hinteren Körperende (Fig. 12 *hd*). Dabei kommt die Mundöffnung auf der ventralen Seite des Embryos zwischen dem zweiten Paar der Anhänge zum Vorschein (Fig. 11 *md*), während die Analöffnung bei den Arten der Gattung *Platygaster* im hinteren Theil der Larve zwischen den beiden Caudalanhängen entsteht. Der Hinterdarm entwickelt sich rascher als der Vorderdarm und dringt viel tiefer in die Leibeshöhle ein (Fig. 12 *hd*) als jener.

In den ersten Stadien der Entwicklung des Embryos erscheint der Vorder- und Hinterdarm in Form von cylindrischen Röhren, deren blinde Enden sich an Zellenanhäufungen legen, die gleichzeitig dem Mitteldarme Ursprung geben. Nach der Bildung des Mitteldarmes, die fast gleichzeitig mit den oben genannten Processen geschieht, wächst der Vorder- und Hinterdarm mit dem Mitteldarm zusammen, wobei die blinden eingestülpten Röhren allmählich resorbirt werden. Der Hinterdarm verwächst viel später mit dem Mitteldarm als der Vorderdarm. In den ersten Stadien

---

[1] A. VITZOU, Recherches sur la struct. et la format. des tegum. chez les Crustac. decapod. Archiv de zoolog. experiment. 1892. No. 4.

[2] VIALLANES, Recherches sur l'Histolog. des insectes. Ann. d. Sc. Natur. XIV. No. 1 à 6.

der Bildung des Vorder- und Hinterdarmes bestehen beide aus gleichgeformten cylindrischen Zellen, die den Zellen des Hautepithels sehr ähnlich sind (Fig. 12 *h*, *hd*); darauf theilen sich die Zellen des Vorderdarmes recht schnell und werden kleiner als die Zellen des Hinterdarmes. Außen sind Vorder- und Hinterdarm vom Beginn ihres Erscheinens an von Derivaten des Mesoderms bekleidet (Fig. 12 *mes*).

Sehr eigenthümlich erscheint nach meinen Beobachtungen die weitere Entwicklung des Hinterdarmes beim Embryo von *Microgaster glomeratus*. Bei diesen geht in den ersten Stadien der Entwicklung die Bildung des Hinterdarmes, wie schon erwähnt war, denselben Weg, wie bei anderen Insekten. Bei der weiteren Entwicklung des Embryo stülpt sich ein Theil des Hinterdarmes nach außen um. Der völlig umgestülpte Theil des Hinterdarmes nimmt die Form einer Blase an, die am hinteren Ende der Larve liegt (Fig. 13). Die Umstülpung dieses Darmtheiles nach außen geht mehr oder minder langsam vor sich. Dabei zieht der Hinterdarm den Mitteldarm und die MALPIGHI'schen Gefäße nach sich, so dass man im Inneren der so entstandenen Analblase der Larve drei Röhren sehen kann: den Mitteldarm und zwei MALPIGHI'sche Gefäße, welche sich an der Seite der Blase öffnen (Fig. 14 u. 15 *hd*, *mp*); die Wand der Blase hat an dieser Stelle eine kleine Vertiefung, auf deren Boden die Öffnung des Darmes und der MALPIGHI'schen Gefäße liegen.

Eine solche Analblase existirt während der ganzen Zeit des Larvenlebens von *Microgaster glomeratus*, verschwindet aber im Puppenstadium. Seine Zellen vermehren sich entsprechend dem Wachsthum des Embryos, theilen sich, und sondern auf der äußeren Oberfläche Chitin ab (Fig. 14 u. 15 *anz*).

Auf der inneren Oberfläche der Blase bildet sich später eine sehr dünne Schicht ringförmiger Muskeln (Fig. 14 *ms*). Innerhalb der Blase ist vom Moment ihrer Erscheinung an eine koagulirte Eiweißmasse vorhanden, in welcher Blutkörperchen schwimmen (Fig. 13 u. 14 *blz*). Wenn man nach der Methode von A. O. KOWALEVSKY eine Mischung von Karmin und Indigokarmin in den Körper der Larve einbringt, so kann man nach zwei bis drei Stunden die Anwesenheit des Indigokarmins im Inneren der Zellen der genannten Blase bemerken, sowie auch in den Zellen der MALPIGHI'schen Gefäße.

Die Bildung der Spinndrüsen habe ich bei den *Microgaster glomeratus*-Embryonen beobachtet. Sie erscheinen als paarige Ein-

stülpungen der Haut auf der Bauchseite des Embryo, gleich hinter der Mundöffnung. Im Anfange der Einstülpung haben die Drüsen die Form von Cylinderröhren; die Zellen, welche ihre Wände bilden, unterscheiden sich gar nicht von den Zellen der Haut (Fig. 18 *spd*).

Die Anfänge der Tracheen sind bei *Platygaster* von mir nur im Puppenstadium gefunden worden.

Zu den Ektodermbildungen gehören bei den Insekten auch die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane und die inneren Geschlechtsanhänge. Es gelang mir die Entwicklung der Ausführungsgänge bei Embryonen von *Microgaster glomeratus* zu verfolgen. Die Geschlechtsanhänge und die Geschlechtsgänge erscheinen gleichzeitig in den späteren Stadien der Entwicklung, wenn der Darmkanal schon ganz entwickelt ist; die Entwicklung von beiden geht folgendermaßen vor sich. Auf dem letzten und vorletzten Segmente des Embryokörpers erscheinen auf der Bauchseite neben der Längsachse des Thieres je ein Paar von Hypodermisfalten (Fig. 16), die ins Innere des Körpers der Larve hineinragen. Auf der Mittellinie des Embryo vereinigen sich die Falten jeder Seite mit einander. Auf dem Boden jeder Falte bilden sich, nahe der Medianebene des Thieres, Erhöhungen, die sich schnell verlängern und eine mehr oder weniger konische Form annehmen (Fig. 16 *im*). Bald nach der Bildung dieser Anhänge fängt ihr hinteres Paar an sich durch Längseinschnürung in Lappen zu theilen. Das vordere Paar der Anhänge wächst viel schneller als das hintere, wobei sie sich sehr nahe an die Bauchseite der Larve anlegen. Diese Anhänge liefern in der weiteren Entwicklung bei *Microgaster glomeratus* die Geschlechtsbewaffnungen des Männchens und Weibchens. Die Wand dieser Erhöhung besteht aus Cylinderzellen, die mehrere nahe an einander rückende Wülste bilden (Fig. 16 h_1). In die Höhlung der Anhänge gehen Mesodermderivate (Fig. 16 *mes*), Tracheen und Nerven ein. — Gleichzeitig mit der Anlage der Geschlechtsanhänge geschieht, wie oben erwähnt worden, die Bildung der Geschlechtsgänge. Diese erscheinen auf der Bauchseite des vorletzten Segmentes des Körpers, nahe der Medianebene des Embryos, in Form von röhrigen Einstülpungen der Haut in die Leibeshöhle. Bei der weiteren Entwicklung wächst jede der Röhren (Fig. 16 *vs*) in der Richtung gegen eine der Geschlechtsdrüsen, die rechts und links der Medianebene des Körpers liegen, und gelangt zu einer Vereinigung mit ihr. Auf der Stelle der Vereinigung mit der Geschlechtsdrüse erweitert sich jeder der Geschlechtsgänge trichterförmig (Fig. 16 *tr*). Diese Erweiterung ist

auf dem ersten Stadium der Entwicklung gegen die Geschlechtsdrüse hin geschlossen (Fig. 17 *vs*, *t*). Die weitere Veränderung der Geschlechtsgänge besteht darin, dass auf der ventralen Mittellinie des Körpers zwischen den zwei oben beschriebenen Falten eine Einstülpung der Haut ins Innere erscheint. Diese Einstülpung vergrößert sich mehr und mehr und nimmt die Form einer cylindrischen Röhre an, auf deren Spitze sich die oben erwähnten paarigen Geschlechtsgänge zeigen. Wie die paarigen Gänge, so besteht auch das unpaare Rohr Anfangs aus cylindrischen Zellen, wobei die Zellen der paarigen Geschlechtsorgane weniger hoch erscheinen als die Zellen der mittleren Röhre. Die Grenzen der Zellen sind in den paarigen wie dem unpaaren Gange schwer zu sehen, und besonders undeutlich in dem Theile der paarigen Geschlechtsgänge, mit welchem sie den Geschlechtsdrüsen anliegen. Gleich im Anfange der Bildung der Geschlechtsgänge legen sich von außen her die Mesodermzellen auf sie (Fig. 17 *mes*), welche sie, wie die unpaare Röhre, mit deren weiterer Entwicklung mehr und mehr umwachsen. Aus diesen Zellen bildet sich mit der Zeit die bindegewebige und die muskulöse äußere Hülle der definitiven Ausführungsgänge.

Das Nervensystem der von mir beobachteten Formen der schmarotzenden Hymenopteren nimmt seinen Anfang in der Form von zwei Strängen, die auf der Bauchseite des Embryo längs deren Mittellinie liegen. Die Zellen, die diese Stränge bilden, sind so dicht an die unter ihnen liegende Hypodermis angelagert und gleichen Anfangs so sehr deren Zellen, dass gar kein Zweifel ist, dass sie hypodermischen Ursprungs sind. Ob zwischen den beiden Strängen ein mittlerer Strang existirt, wie es bei den freilebenden Insekten der Fall ist, kann ich nicht bestimmt sagen, da die Objekte, mit denen ich zu thun hatte, sehr klein waren. Die sogenannte Nervenfurche, die für die freilebenden Formen charakteristisch ist, fehlt bei den Schmarotzern. Der Mangel dieser Furche bei den Schmarotzern ist verständlich. Bei den freilebenden Formen steht nämlich die Erscheinung der Nervenfurche, nach den Untersuchungen von N. A. Cholodkowsky, in Zusammenhang mit dem Auftreten der Gliedmaßen des Embryo. Wie nun bei den Schmarotzern die Entwicklung der Gliedmaßen ausbleibt oder ganz gering ist, fällt auch die Entwicklung einer Nervenfurche aus. Danach erscheint bei den freilebenden Formen die Nervenfurche nicht als der erste Anfang des Bauchmarkes, sondern ist eine spätere Bildung; ihre Abwesenheit bei den Schmarotzern weist daher darauf hin, dass deren

Nervensystem im Vergleich mit dem der freilebenden Thiere einen embryonalen Charakter trägt. — Das Oberschlundganglion erscheint gleichzeitig mit der Bauchkette. Auf den Serien der Präparate, wo man die erste Anlage des Bauchmarkes sehen konnte, fand ich immer auch die Anlage des Oberschlundganglions. Das Oberschlundganglion erscheint bei den Embryonen von *Mesochorus splendidus* in Form sehr deutlicher paariger Verdickungen des Rückenektoderms auf dem vorderen Ende des Embryokörpers; bei *Platygaster* sind solche Verdickungen einander sehr genähert und nur schwach ausgeprägt. Antennen- und Opticusganglien, die sich im Kopfe der freilebenden Insektenformen entwickeln, sind bei den Embryonen der untersuchten Schmarotzer nicht vorhanden. Das Fehlen dieser Ganglien erklärt sich erstens mit dem Mangel der Augen und der geringen Entwicklung der Antennen bei den Schmarotzern, und zweitens damit, dass die Kopfsegmente der Schmarotzer viel stärker koncentrirt sind als die der freilebenden Formen; danach sind auch die den einzelnen Segmenten angehörigen Ganglien zusammen vereinigt. Bei *Microgaster glomeratus* ist die Bildung des Gehirns etwas komplicirter. Hinter dem Munde bemerkt man auf dem vorderen Ende des Embryo zwei Paar Verdickungen des Ektoderms. Die vordere Verdickung bildet sich, wie die Fig. 18 zeigt, durch eine Einstülpung des Ektoderms, wobei im Anfange gar kein Unterschied zwischen den Zellen des Ektoderms und denjenigen dieser Einstülpung ist; von außen ist sie vom Ektoderm nicht bedeckt. Die zweite Verdickung, die hinter der ersten liegt, besteht aus einer Menge von Zellen, die unter dem Ektoderm liegen und dessen Zellen sehr gleichen (Fig. 18 gn_1). Bei der weiteren Entwicklung des *Microgaster glomeratus* wachsen die hinteren Verdickungen schneller als die vorderen, worauf sie allmählich mit diesen zusammenwachsen (Fig. 18 gn, gn_1). Durch diese Verwachsung entsteht ein großes, paarig symmetrisches Oberschlundganglion. Bei einem Vergleich dieser Bildung des Gehirns von *Microgaster glomeratus* mit dem, was nach den Untersuchungen von CHOLODKOWSKY bei freilebenden Insekten vorkommt, finden wir einen Unterschied in zwei Punkten; bei den freilebenden Thieren bildet sich das Gehirn aus drei Paar Anlagen, bei *Microgaster glomeratus* aus nur zwei; sodann liegt bei *Phyllodromia germanica* das erste Paar der Anlagen vor der Mundöffnung, die übrigen hinter ihr; bei *Microgaster glomeratus* liegen dagegen beide Anlagen hinter dem Munde. Übrigens begegnet man derartigen Unterschieden auch bei verschiedenen Formen

der freilebenden Insekten. So giebt z. B. PATTEN[1] an, dass bei Phryganiden das Kopfganglion aus zwei Paar Anlagen entstehe. Nach den Untersuchungen von GRASSI[2] bildet sich das Kopfganglion der Biene aus zwei Paar Verdickungen. Professor CHOLODKOWSKY, der auf diese Verschiedenheiten in den Angaben der Zoologen in der Frage nach der Zahl der Ganglien, die in die Zusammensetzung des Gehirns der Insekten eingehen, hinweist, will sie damit erklären, dass die Forscher nur gewisse Stadien aus der Entwicklung des Hirns gesehen und andere außer Acht gelassen hätten. Ich habe bei meiner Untersuchung es an der nöthigen Aufmerksamkeit auf diesen Punkt nicht fehlen lassen, und wenn dabei nun doch Widersprüche mit den Beobachtungen von CHOLODKOWSKY heraustreten, so scheint mir, dass man diese nicht auf mangelhafte Beobachtungen überhaupt zurückführen, sondern deren Grund in den Thatsachen suchen muss; freilich können die von mir untersuchten Thiere, als schmarotzende, leicht Ausnahmen von dem zeigen, was als Regel anzusehen ist.

Die weitere Entwicklung des Nervensystems geht bei verschiedenen Arten der Schmarotzer ungleich vor sich. Bei *Platygaster instricator* behält das Nervensystem während der ganzen Zeit seines Lebens die Form eines Stranges, welcher sich vom Ektoderm völlig trennt (Fig. 12 *n*). Die Zellen, welche diesen Strang bilden, unterscheiden sich von den hypodermischen Zellen nur dadurch, dass sie etwas kleiner sind und sich weniger intensiv färben als die Zellen der Hypodermis. Bei den anderen von mir untersuchten Formen der Schmarotzer sondern sich die Stränge bei ihrer weiteren Entwicklung von der Hypodermis ab, die Verdickungen der Ganglienknoten, die in der Längsachse sehr zusammenrücken, sind weniger deutlich. Bei *Platygaster Herrickii* und *Microgaster glomeratus* nähern sich die paarigen Stränge des Bauchmarkes sowohl in den Nervenknoten, wie auch den Konnektiven einander so, dass das Nervensystem auf dem Längsschnitt als ein einheitlicher Strang (Fig. 12 *n*) mit recht schwachen Einschnürungen erscheint. Bei *Microgaster glomeratus* nähern sich die beiden Hälften des Oberschlundganglions, ohne sich ganz zu berühren. — Die Bildung der Kommissuren erfolgt bei *Microgaster glomeratus* durch das Zusammenwachsen der Zellen des Ober-

---

[1] W. PATTEN, The development of Phryganids. Quart. Journ. micr. Science. VII, 24. 1884. p. 549.

[2] GRASSI, Intorno allo sviluppo delle Api nell' uovo. Atti Soc. ital. Scienze Nat. T. XXVI u. Atti dell. Acad. Gioenia. Vol. XVIII.

schlundganglions (Fig. 19 *cm*). Im Anfange bestehen die Nervenstränge aus Zellen, die sehr denen der Epidermis gleichen, in dem Maße aber, wie ihre Vermehrung erfolgt, werden die Nervenzellen kleiner als die Hypodermiszellen und die Grenzen zwischen ihnen verschwinden. Später sondert sich im Gehirn, sowie im Bauchmark die sogenannte Punktsubstanz (Fig. 19 *fbr*). Zwischen den Ganglienknoten in den Kommissuren erscheint die Punksubstanz nur in der Mitte der Nervenstränge. Das völlig entwickelte Nervensystem des *Microgaster* ist auf der Fig. 20 *n* abgebildet.

Als Resultat der Beobachtungen über die Differenzirung des Ektoderms bei den schmarotzenden Hymenopteren, welche von Ganin, Ayers, N. P. Wagner, Bugnion[1] und mir erlangt sind, ergiebt sich Folgendes:

1) Unter den schmarotzenden Hymenopteren, welche bis jetzt untersucht sind, giebt es zweierlei Larvenarten: die Formen (*Platygaster*, *Teleas*, *Ophioneurus*), welche im Laufe ihres ganzen Larvenlebens schmarotzen, haben in dem Larvenstadium eine sehr einfache Organisation; die anderen (*Microgaster*, *Encyrtus*), welche ihre Wirthe im Larvenstadium verlassen, zeichnen sich durch eine komplicirtere Organisation aus. Die Larven der ersten Art durchlaufen nach den Beobachtungen von Ganin und Ayers zwei Stadien; in dem ersten Stadium hat der aus dem Ei hervorgehende Embryo kein Nervensystem; dieses entwickelt sich bei ihm aus dem Ektoderm gleichzeitig mit den Anhängen der Geschlechtsorgane im zweiten Stadium nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei. Nach meinen Beobachtungen bildet sich bei *Platygaster* das Nervensystem im Embryo aus dem Ektoderm vor seinem Ausschlüpfen aus dem Ei. Womit man diese Verschiedenheit erklären kann, ob es darin beruht, dass wir verschiedene Methoden benutzten (ich benutzte die Methode der Schnitte, Ganin und Ayers haben keine Schnitte gemacht), oder darin, dass wir es mit verschiedenen Larvenarten zu thun hatten, das ist augenblicklich ohne weitere Untersuchungen nicht zu entscheiden. — Das Nervensystem ist bei allen Larven der ersten Art nicht aus dem Ektoderm abgesondert und besteht aus zwei Kopfganglien und dem Bauchstrang. Die Kopfganglien bilden sich entweder als paarige Bildungen (*Platygaster instricator*), oder als unpaarige (*Platygaster sp.*); der Bauchstrang beim *Mesochorus* ist paarig, hat beim *Platygaster* die Form eines Bandes; die Bauchganglien sind bei *Platygaster*

---

[1] Bugnion, s. p. 141.

Herrickii sehr schwach ausgebildet, bei *Teleas* findet man nach AYERS nur das letzte hintere Ganglion, bei *Platygaster* fehlen sie. — Die Sinnesorgane fehlen bei allen Arten, außer bei *Teleas* (Cuticulargrube).

2) Der Vorder- und der Hinterdarm bilden sich aus dem Ektoderm; *Teleas* hat nach GANIN während des ersten Entwicklungsstadiums keinen Hinterdarm. Aus dem Ektoderm entwickeln sich die paarigen Speicheldrüsen. Die Drüsen sind von Anfang an Röhren oder dichte Zellstränge, in denen der Hohlraum sich später bildet. MALPIGHI'sche Gefäße fehlen.

3) Bei den Larven der zweiten Art, wie z. B. *Microgaster* und wahrscheinlich *Encyrtus* (seine Embryonalentwicklung ist, wie früher erwähnt, nicht untersucht) erhält die innere Organisation einen komplicirteren Bau zur Zeit des Ausschlüpfens der Larve aus dem Wirthe. Das Nervensystem wird in den früheren Stadien der Entwicklung aus dem Ektoderm gebildet. Das Kopfgehirn entsteht durch das Zusammentreten zweier Ganglien. Die Bauchkette ist stärker von dem Ektoderm gesondert als bei den vorhergehenden Formen, und besteht aus einer Reihe von Ganglien und Kommissuren. Die Speicheldrüsen ektodermischer Herkunft sind sehr entwickelt. Die MALPIGHI'schen Gefäße, welche aus dem Hinterdarm entstehen, sind in einem (*Encyrtus*) oder zwei Paaren (*Microgaster*) vorhanden. Bei *Microgaster* besteht eine sehr eigenthümliche Ausstülpung des Hinterdarmes. Die Rolle dieser Blase ist nicht eine respiratorische, wie RATZEBURG[1] meint, sondern eine sekretorische. Zur Zeit des Ausschlüpfens der Larve aus dem Wirthe werden bei *Microgaster* aus dem Ektoderm Tracheen, Geschlechtsgänge und die Imaginalscheiben zur Bildung der Brustbeine, der Flügel und der Geschlechtsbewaffnungen gebildet; bei *Microgaster* werden die Geschlechtsbewaffnungen von zwei Paar Scheiben gebildet, beim *Encyrtus* aus drei Paaren. Außerdem bildet sich bei dem letzteren noch ein Paar Kopfscheiben. Schließlich sind bei *Microgaster* besondere Hautdrüsen auf der vorderen Brust vorhanden.

IV. Derivate des Meso- und Entoderms.

Die Bildung des Mesoderms und Entoderms bei den von mir untersuchten Formen der parasitirenden Hymenopteren war schon im I. Kapitel dieser Arbeit erwähnt worden. In den ersten Entwicklungs-

[1] RATZEBURG, Die Ichneumonen der Forstinsekten, Berlin 1844. p. 63.

stadien der Embryonen besteht die Anlage des Meso- und Entoderms aus ganz gleichen Zellen. In dieser Zeit kann man die Zellen des Mesoderms und Entoderms nur nach ihrer Lage zu der äußeren Schicht des Ektoderms unterscheiden (Fig. 7 u. 8 *end*, *mes*). Die Zellen des Mesoderms erscheinen bei ihrer Bildung nicht nur an der Abdominalfläche des Embryo, sondern auch an den Seiten- und sogar an der Rückenfläche (bei *Mesochorus*). Bei der weiteren Entwicklung des Embryo, bei seiner Dehnung in die Länge, vergrößert sich die Zahl der Mesodermelemente, ihre größte Anhäufung sieht man dann in den mittleren und hinteren Theilen des Embryo, sie vertheilen sich von hier an der Abdominalfläche und an den Seiten des Embryo.

Zur Zeit der Segmentirung des Embryo entwickelt sich das Mesoderm auf der ganzen Körperlänge des Embryo derartig weiter, dass zugleich mit der Segmentirung des Ektoderms auch die des Mesoderms erfolgt.

Bei *Platygaster instricator* und *Platygaster Herrickii* zerfällt das Mesoderm zuerst in zwei Abschnitte: den Kopf- und den Körperabschnitt, später sondern sich bei der ersten Art eine Reihe Abdominalsomite ab, bei der zweiten Art drei Somite des Thorax. Die Theilung der Segmente in zwei Hälften, eine rechte und eine linke, findet bei *Platygaster instricator* nur am Abdomen statt und ist sehr schwach ausgesprochen. Bei *Platygaster Herrickii* beobachtet man diesen Process nur am Thorax.

Im Inneren der Somite bemerkt man gleich vom Moment ihrer Erscheinung an eine nicht scharf umgrenzte schmale Höhle von unregelmäßiger Form. Am schwächsten ist die Höhle in den mesodermalen Elementen entwickelt, die in dem Kopfabschnitt der von mir untersuchten Formen liegen. Bedeutender ist die Höhle im Inneren der Somite, die bei den Embryonen von *Platygaster Herrickii* im Thorax liegen (Fig. 21 *mes*).

Während der Bildung der thorakalen Anhänge rücken bei dieser Art mesodermale Elemente weiter in die Tiefe und bekleiden das Ektoderm. Wie sich das Mesoderm vergrößert, vergrößert sich auch bedeutend die Höhle der Somite im Thorax, sie dringt sogar in dessen Anhänge vor. Die Somite liegen, mit Ausnahme des Kopfsomites, dicht an einander, so dass ihre Höhlen nur durch dünne Scheidewände getrennt sind. Die Wände der mesodermalen Somite sind nicht überall gleich dick. An der der Achse des Körpers zugewendeten Seite hat die Wand mehr Schichten als an jener, die dem Ektoderm

anliegt. Besonders bemerkt man das an den Somiten des Mitteltheiles des Embryo; an den Kopfsomiten ist es dagegen sehr schwach ausgesprochen.

Während der weiteren Entwicklung der von mir untersuchten Formen erfahren die mesodermalen Bildungen folgende Abänderungen. Zunächst fließen die Höhlen der einzelnen Segmente zusammen, dann löst sich der Zusammenhang der Somitenwände, ein Theil ihrer Zellen trennt sich von den übrigen ab und legt sich an das Ektoderm, der andere Theil bekleidet den Darmkanal, der sich zu dieser Zeit bildet. Die der Oberhaut anliegenden Zellen bilden später den Anfang der Hautmuskelschicht; die Zellen, welche den Darm bekleiden, die Darmmuskelschicht. Beim Zerfalle der Somite vereinigt sich ihre Höhle mit der Segmentationshöhle. — Ferner bemerkt man, dass das Mesoderm an die Rückenseite des Embryo auswächst. — Endlich dienen im Kopfe von *Platygaster* alle mesodermalen Elemente hauptsächlich zur Bildung der Muskeln, welche die Kiefer bewegen. Die volle Entwicklung der Muskeln geschieht in späteren Stadien. Am Anfange der Muskelbildung nehmen die Mesodermzellen spindelartige Form an, ihre Enden schmelzen danach zusammen, und es entsteht eine Reihe Zellen in Form eines Stranges. In dem anfänglich ganz gleichförmigen Plasma erscheinen später dunklere und hellere, nicht scharf umgrenzte Stellen, während die Kerne an die Peripherie der Zellen treten. Bei *Platygaster Herrickii* bleiben die Muskeln in diesem Zustande bis zur Verpuppung.

Von der Bildung der Speiseröhre und des Hinterdarmes war früher die Rede. Die Bildung des Mitteldarmes konnte ich genauer bei *Platygaster Herrickii* beobachten. Sie verläuft folgendermaßen. Im Stadium der Bildung des Hinterdarmes kann man auf Längsschnitten sehen, dass bei der Einstülpung des Ektoderms zur Bildung des Hinterdarmes ein Theil der Zellen, die im Inneren des Embryo liegen, vorn sich absondert. Dasselbe sehen wir auch auf Längsschnitten durch das Vorderende des Embryo, wo die Bildung der Speiseröhre stattfindet; dabei ist die Zahl der Zellen am Ende der Ektodermeinstülpung des Hinterdarmes viel größer als am Ende der Speiseröhre. Auf Querschnitten derselben Entwicklungsstadien durch die Mitte des Embryo sieht man außen das Ektoderm und im Inneren die undifferenzirten Zellen, die Anlagen des Meso- und Entoderms. Die ektodermale Einstülpung des Hinterdarmes drängt die Zellen ins Innere, wo sie in zwei Gruppen zerfallen: eine kleine

Gruppe, die unmittelbar vor dem blinden Ende des Hinterdarmes liegt und eine große Zellengruppe, welche dicht an dem Hintertheile des Embryos liegt, theils am Darme, theils an der Haut. Dieselbe Zertheilung der inneren Zellen geschieht auch am blinden Ende der Speiseröhre. Von diesem Entwicklungsstadium des Embryos an kann man am Embryo drei Blätter unterscheiden: das äußere ektodermale Blatt, das innere, welches unmittelbar auf dem blinden Ende der Speiseröhre und des Hinterdarmes liegt, das Entoderm, und die Zellen, die zwischen ihnen liegen, das Mesoderm. Diese drei Schichten von Zellen unterscheiden sich unter einander nicht nur durch ihre Form, sondern auch dadurch, dass Mesoderm und Entoderm sich verschieden färben.

Die Untersuchung einer ganzen Schnittserie durch den Embryo auf einem weiteren Stadium zeigt, dass die entodermatischen Zellen eine Rinne bilden, deren Ränder sich zur Rückenfläche umbiegen, und diese Rinne steht in Verbindung mit den beschriebenen Anlagen des Entoderms am blinden Ende der Speiseröhre und des Hinterdarmes. Außerdem gehören zu den entodermatischen Zellen auch die Zellen, die sich von der inneren Seite der gemeinsamen, im Mitteltheile des Embryo liegenden Anlage des Meso- und Entoderms abschnüren.

Nach alle dem legt sich der Mitteldarm bei *Platygaster Herrickii* zunächst mit zwei Zellgruppen an, die an dem vorderen und hinteren Ende des Embryo liegen, und entwickelt sich dadurch weiter, dass zu den Zellen, die durch Vermehrung in diesen Gruppen entstehen, sich die undifferenzirten inneren Zellen gesellen, die im Mitteltheile des Embryos liegen.

Der soeben gebildete Mitteldarm besteht aus vielkantigen Zellen, deren Grenzen mehr oder weniger deutlich sichtbar sind, und zwar während des ganzen Larvenlebens. Nach der Vereinigung der Speiseröhre mit dem Mitteldarm in eine gemeinsame Röhre bemerkt man in den Zellen der letzteren viele Fetttropfen. Eine weitere Differenzirung der Zellen des Mitteldarmes erfolgt während des ganzen Larvenlebens nicht, und das hängt wahrscheinlich davon ab, dass der Darmkanal des Parasiten schon fertige, durch die Thätigkeit des Wirthes zubereitete Nahrung bekommt. Der Hinterdarm öffnet sich in den Mitteldarm viel später als es die Speiseröhre thut.

Gleichzeitig mit der Bildung des Mitteldarmes und der mesodermalen Somite geschieht auch die Bildung des Herzens. Ich

habe die Bildung des Herzens bei Embryonen von *Platygaster Herrickii* ausführlich beobachtet.

Bei den Embryonen der genannten Art lösen sich zu der Zeit, wenn die mesodermalen Somite noch nicht ganz abgesondert sind, von deren Rändern einzelne Zellen ab, die an die Rückenfläche des Embryo übersiedeln. Bei ihrer Annäherung an diese Fläche nehmen diese abgesonderten Zellen immer mehr kugelige Form an, man sieht deutlich in ihnen den Kern und den Nucleolus. In der weiteren Entwicklung finden sich diese Zellen an der Rückenfläche des Embryo oder, richtiger gesagt, seiner Segmentationshöhle. Diese Höhle ist von oben durch Ektoderm, von unten durch Entoderm, an den Seiten durch die jederseits nach oben auswachsenden mesodermalen Somite begrenzt. Später wachsen die oberen Wände der beiderseitigen mesodermalen Somite immer mehr gegen die Rückenfläche und verengern damit die Höhle mit den erwähnten kugeligen Zellen.

Man sieht auf den Schnittserien desselben Embryo, dass die mesodermalen Somite nicht gleichmäßig in der ganzen Länge des Thieres gegen die Rückenfläche wachsen; sie wachsen schneller in den vorderen und hinteren Theilen als in dem mittleren. Später kommen diese mesodermalen Blätter so nahe an einander, dass sie auf der Rückenfläche nur noch eine Spalte zwischen sich lassen, die oben von dem Ektoderm, unten von dem Entoderm und seitlich von dem Mesoderm begrenzt ist. In dem folgenden Stadium wachsen dann die mesodermalen Blätter an der dem Ektoderm zugewendeten Seite zusammen und bilden damit eine Höhle, die gegen das Entoderm hin offen ist, und die in ihrem Inneren die kugeligen Zellen enthält.

Später ist diese Höhle von dem Entoderm durch die den Darmkanal bekleidenden Zellen der Darmmuskelschicht getrennt. Sehr spät erfolgt das Zusammenwachsen der beiderseitigen mesodermalen Somite auf der Seite, die zum Darmkanal gewendet ist. Diese zusammengewachsenen mesodermalen Blätter bilden dann am Rücken des Embryo eine Röhre, das Herz, und die in der Röhre vorhandenen kugeligen Körper sind nichts Anderes als Blutkörperchen Gleich nach dem durch die Verwachsung herbeigeführten Schluss sieht man am Herzen die spaltenförmige Öffnung, durch die dessen Lichtung mit der umgebenden Leibeshöhle in Verbindung steht.

Aus den das Herz umgebenden Zellen bilden sich die flügelförmigen Muskeln, welche vom Herzen zu den Körperwänden gehen.

Gleichzeitig mit der Entwicklung des Herzens und der Bildung der Leibeshöhle geschieht auch die Bildung des Fettkörpers. Er entwickelt sich bei allen von mir untersuchten Formen ganz gleich. Den Ursprung des Fettkörpers bilden die mesodermalen Somite; bei ihrem Zerfallen in Zellen, die zum Darmkanal gehen, welche die Darmmuskelschicht bilden, und in Zellen, die zur Haut gehen (Hautmuskelschicht), lösen sich von der inneren Seite der Somite Zellen ab, die in die Höhle gelangen, welche durch das Zerfallen der Somite gebildet ist. Diese Zellen gleichen im Anfang den Zellen der Somite und bilden unregelmäßige Gruppen. Bei weiterer Entwicklung der Leibeshöhle vergrößert sich die Menge dieser Zellen, um ihre Kerne bemerkt man die größte Anhäufung des Plasmas. Später erscheinen im Inneren der Zellen Fetttropfen. Dabei sind einige Zellen ganz voll von diesen Fetttropfen; in anderen Zellen vermissen wir sie gänzlich, oder es sind nur schwache Spuren davon vorhanden. Die Grenzen der Zellen, die mit Fetttropfen überfüllt sind, sind gewöhnlich sehr schwach ausgeprägt; die Form der Fettkörperzellen ist bei verschiedenen Arten und an verschiedenen Stellen des Embryo mannigfaltig.

Das allerfrüheste Entwicklungsstadium der Geschlechtsorgane habe ich bei der Larve von *Platygaster Herrickii* beobachtet. Fig. 12 stellt einen Schnitt des Embryo im Stadium der Entwicklung des Mitteldarmes und der Bildung der mesodermalen Somite dar. Wir sehen hier in der Gegend des Hinterdarmes einen Haufen von Zellen; das ist die Anlage der Geschlechtsorgane. Die Untersuchung einer ganzen Schnittserie ergiebt, dass die Anlage der Geschlechtsorgane paarig ist. Diese Zellen sind den inneren noch nicht differenzirten Zellen des Meso-Entoderms sehr ähnlich, unterscheiden sich von diesen nur dadurch, dass sie sich intensiver färben als die letzteren.

Während der weiteren Entwicklung der Embryonen beobachtet man eine ungleiche Differenzirung dieser Zellen in den männlichen und weiblichen Geschlechtsorganen: die Anlagen der männlichen Geschlechtsorgane haben eine kugelige Form, während die Anlagen der weiblichen Geschlechtsorgane eine lappenartige Form annehmen. Woraus diese Anlagen der Geschlechtsorgane ihren Ursprung nehmen, konnte ich nicht genau konstatiren. Es scheint, dass er in den noch nicht in Meso- und Entoderm differenzirten inneren Zellen zu suchen ist. Dafür spricht erstens die frühe Absonderung der Geschlechtszellen, schon zu einer Zeit, wo das Meso- und Entoderm

nicht scharf getrennt ist, und ferner die sehr große Ähnlichkeit beider Zellelemente in den ersten Stadien ihrer Entstehung. Die Frage von der Differenzirung des Meso- und Entoderms bei anderen parasitischen Formen der Hymenopteren ist bis jetzt sehr wenig bearbeitet. GANIN und AYERS beschreiben bei den Larven der von ihnen untersuchten Formen Muskeln, welche die Kiefer der Larven bewegen und Muskeln im Abdomen, ohne die Frage über deren Entwicklung zu erörtern. Weiter erwähnen sie die Entwicklung des Magens aus den Zellen des inneren Blattes. Beide Naturforscher sprechen von der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen aus Zellen der Hypodermis, wobei die Geschlechtsorgane den Anfang der Geschlechtsgänge bilden sollen.

N. P. WAGNER ist der Ansicht, dass der Mitteldarm einer *Pteromalina sp.* durch das Zusammenwachsen der Speiseröhre und des Hinterdarmes gebildet wird.

Die Angaben von GANIN und AYERS über die Bildung des Mitteldarmes bei den von ihnen untersuchten Formen stimmen mit meinen oben angegebenen Beobachtungen überein. Was aber die Beobachtungen von N. P. WAGNER anbetrifft, so unterscheiden sie sich nicht nur von meinen Angaben über die Entwicklung des Mitteldarmes bei *Platygaster*, *Mesochorus*, *Microgaster*, sondern auch von den Angaben der meisten Untersuchungen anderer Autoren über die Entwicklung des Mitteldarmes bei Insekten überhaupt.

Mit WAGNER stimmen allerdings in der Frage über die Bildung des Mitteldarmes überein: GANIN für *Blatta germanica*, WITLACZIL für Aphiden, und VÖLTZKOW für *Musca* und *Melolontha*. Diese Angaben sind aber bereits von GRUBER und CHOLODKOWSKY beanstandet; GANIN und WITLACZIL haben ihre Objekte ohne Anwendung der Schnittmethode untersucht, VÖLTZKOW ist nach GRUBER durch die Unvollständigkeit seiner Untersuchungen zu falschen Schlüssen gekommen. So vermuthe ich, dass der Unterschied in den Angaben N. P. WAGNER's über die Entwicklung des Mitteldarmes bei *Pteromalina* und meinen obigen über den gleichen Vorgang bei *Platygaster* in ähnlicher Weise darauf zurückzuführen ist, dass N. P. WAGNER zu den nur in einer vorläufigen Mittheilung gebrachten Ergebnissen gekommen ist, da er bei seinen Untersuchungen die von mir verwendete Schnittmethode nicht in Anwendung gebracht hat.

Moskau, im Juni 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel X.

Fig. 1. Der Darmkanal von *Cecidomyia* mit der *Platygaster*-Larve. *vn*, Proventriculus; vn_1, Ventriculus; *pl*, Caudalfortsätze der *Platygaster*-Larve.

Fig. 2. *Platygaster*-Ei im Darmkanal der *Cecidomyia* (Querschnitt). *bl*, Blastoderm; *drm*, die Wand des Darmkanals; *m*, Eimembran; *c*, c_I, c_{II}, Eikerne. S. 9, O. 4.

Fig. 3. Ein Querschnitt des *Platygaster*-Eies. *m*, Eimembran; *n*, Eikern; *d*, Körnchen im Kern; d^1, die körnige Schicht des Eies.

Fig. 4. *Platygaster*-Ei im Darmkanal von *Cecidomyia* (Querschnitt). *drm*, Darmwand der *Cecidomyia*; *m*, Eimembran; *d*, plasmatischer Inhalt des Eies; c_1, c_{II}, Kerne.

Fig. 5. *Platygaster*-Eier im Darmkanal der *Cecidomyia*. *drm*, Grenze der Darmwand der *Cecidomyia* (Querschnitt). *c*, c_{II}, c_2, c_{III}, Kerne; *d*, plasmatischer Inhalt des Eies; *m*, Eimembran.

Fig. 6. Die Bildung der Embryonalblätter bei *Platygaster*. *drm*, die Wand des Darmkanals; *am*, Amnion; *bl*, Blastoderm. S. 9, O. 4.

Fig. 7 u. 8. Die Bildung der Embryonalblätter bei *Platygaster instricator* (Querschnitt). *end*, Entoderm; *mes*, Mesoderm. Die übrigen Buchstaben bezeichnen dasselbe wie auf den vorhergehenden Figuren. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 9. *Platygaster*-Embryo. *k*, Kopfabschnitt; *anl*, Analabschnitt; *fr*, Furche.

Fig. 10. Die Larve des *Platygaster instricator*. *lb*, Oberlippe; *lbr*, untere Lippe; *mn*, Mandibeln; *ant*, Fühler; *f*, lappenförmige Gebilde; *hf*, Hinterfüße. S. 8, O. 4.

Fig. 11. Die Larve des *Platygaster Herrickii*. *md*, Mund; *kr*, Krallenfüße; f_I, lappenförmige Gebilde; *f*, Füße. S. 8, O. 2.

Fig. 12. Ein Schnitt durch die Larve von *Platygaster instricator*. *h*, Hypoderm; *mtd*, Mitteldarm; *mes*, Mesoderm; *gn*, Anlagen des Kopfganglions; *n*, Nervenstrang; *spd*, Spinndrüsen; *hz*, Herz; *t*, Hoden; *am*, Amnion. S. 9, O. 4.

Tafel XI.

Fig. 13. Längsschnitt durch das hintere Ende der *Microgaster*-Larve mit der Analblase. *h*, Hypodermis; *spd*, Spinndrüsen; *t*, Hoden; *ms*, Muskeln; *blz*, Blutkörperchen; *ad*, Fettkörper; *anz*, Zellen der Analblase. S. 7, O. 3.

Fig. 14. Längsschnitt der Analblase der *Microgaster*-Larve. *hd*, Hinterdarm; *mp*. MALPIGHI'sche Gefäße. Die übrigen Buchstaben bezeichnen dasselbe wie auf der Fig. 13. S. 7, O. 3.

Fig. 15. Querschnitt der Analblase der *Microgaster*-Larve. Die Buchstaben bezeichnen dasselbe wie früher. S. 7, O. 3.

Fig. 16 u. 17. Schnitt durch die Geschlechtsgänge der *Microgaster*-Larve.

h, h_1, Hypodermis; *im*, Imaginalscheibe; *mes*, Mesoderm; *vs*, Geschlechtsgang; *tr*, trichterförmige Erweiterung; *t*, Hode. S. 7, O. 3.

Fig. 18 u. 19. Längsschnitt durch das Vorderende der *Microgaster*-Larve. *md*, Mund; *vdr*, Anfang der Speiseröhre (Ösophagus); *oes*, Speiseröhre; *spd*, die Anlage der Spinndrüsen; *h*, Hypodermis; *gn*, gn_1, Kopfganglien; *fbr*, Fasern des Kopfmarkes; *cm*, Kommissur. S. 7, O. 3,

Fig. 20. Längsschnitt durch den mittleren Theil der *Microgaster*-Larve. *h*, Hypoderm; *n*, Nervenstrang; *gn*, Nervenganglion; *mes*, Mesoderm. S. 7, O. 3.

Fig. 21. Längsschnitt durch die *Platygaster*-Larve. *h*, Hypodermis; *mes*, Mesoderm; *f*, Fußanlage; *mtd*, Mitteldarm.

Die Facettenaugen der Ephemeriden.

Von

Carl Zimmer.

(Aus dem Zoologischen Institute zu Breslau.)

Mit Tafel XII und XIII.

EXNER weist in seiner »Physiologie des facettirten Auges« (1891, p. 112—115) auf den ungleichmäßigen Bau mancher Arthropodenaugen hin. Er macht darauf aufmerksam, dass die Augen vieler Libellen in ihrem oberen Theile eine Verlängerung der Facettenglieder aufweisen und durch abweichende, meist farbige Pigmentirung von dem unteren schwarz pigmentirten Abschnitt sich unterscheiden. Wie er ausführt, erspäht das Thier mit dem oberen Theile des Auges, der zum Erkennen von Bewegungen geeigneter ist, die in der Luft schwebende Beute, während es mit dem unteren Theile des Auges das erjagte Wild während des Verzehrens sieht.

EXNER erwähnt dann, dass sich eine solche ungleichmäßige Ausbildung des Auges auch bei den Dipteren und dann in hervorragendem Grade bei Phronima findet. Bei diesem Amphipoden hat sich bekanntlich das Auge in zwei Theile gespalten, von denen der obere Facettenglieder zeigt, die an Länge die Facettenglieder des unteren Theiles um das Neunfache übertreffen.

CHUN fand weiter (1896), dass eine solche Zweitheilung des Auges bei den Krustern durchaus nicht einzig dasteht, sondern sich bei pelagisch lebenden Tiefseekrebsen sehr verbreitet findet. Es gelang ihm sogar, die Zwischenformen bis zum völlig getheilten Auge nachzuweisen, so dass er sagen konnte (1896, p. 242):

> »Das Phronimidenauge, vielfach untersucht und bisher als ein Curiosum betrachtet, dessen fremdartiger Aufbau unvermittelt und unverständlich in die Erscheinung tritt, erweist sich als ein Glied einer Reihe von Umbildungen, die unter pelagischen Formen weit verbreitet sind.«

Er zeigt aber auch, dass eine solche allmähliche Zweitheilung des Auges nicht regellos geschieht, sondern Hand in Hand geht mit der Veränderung der Lebensbedingungen. Während nämlich die an der Meeresoberfläche lebenden Kruster einen ganz regelmäßigen Bau des Auges erkennen lassen, weisen die in der Tiefe lebenden eine immer merkwürdiger werdende Ausbildung auf. In den Tiefen, zu denen nur diffuses Licht dringt, ist natürlich das Pigment im Auge nicht mehr nöthig. So findet man dann, dass bei den Formen, die den Aufenthalt wechselnd an der Oberfläche und in der Tiefe nehmen, auch noch vollständig normale Pigmentirung vorhanden ist und Pigmentwanderung auftritt, dass aber bei Formen, die dauernd in jenen schwach belichteten Tiefen leben, eine der beiden Pigmentarten, sei es nun, wie es meistens geschieht, das Retinapigment, oder sei es das Irispigment, verschwindet. Zugleich aber macht sich eine immer weiter gehende Theilung des Auges in ein »Frontauge« und ein »Seitenauge« geltend. Das Frontauge zeigt dem Seitenauge gegenüber eine auffällige Verlängerung der Facettenglieder. Im extremsten Falle bleibt dann allein das Frontauge bestehen und das Seitenauge verschwindet gänzlich. Wir finden in diesen Frontaugen der pelagischen Tiefseekruster, mit ihrem Pigmentmangel und ihrem ausgezeichneten Superpositionsbilde »die vollkommensten Dunkelaugen, von denen wir bis jetzt Kenntnis haben«. Zugleich aber passt sich das Frontauge durch die Verlängerung der Facettenglieder immer mehr dem Erkennen von Bewegungen an. Eine solche Fähigkeit muss ja auch dem Krebse, der auf jene durchsichtigen und daher schwer wahrnehmbaren pelagischen Organismen Jagd macht, von ganz besonderem Vortheile sein.

Die auf dem Meeresboden lebenden Tiefseekruster zeigen im Gegensatze dazu Augenformen, die, abgesehen von dem Pigmentmangel, mit denen der Oberflächenkrebse übereinstimmen. Sie, die ja meist von Aas leben, sind auch nicht auf das Erkennen von Bewegungen angewiesen.

Chun weist diese Verhältnisse ausführlich bei den Schizopoden nach, macht aber auch darauf aufmerksam, dass sich vollkommen konvergente Erscheinungen auch bei anderen Klassen der Kruster finden, die gar nicht so nahe im System beisammen stehen, nämlich bei den Cladoceren, Decapoden und Amphipoden.

Es lag nun nahe zu vermuthen, dass auch bei den Insekten sich eine ähnliche bis zur Theilung gehende ungleichmäßige Ausbildung des Auges in jenen Fällen würde finden lassen, wo Lebens-

bedingungen vorhanden sind, die ein Erkennen von Bewegungen zur Voraussetzung haben.

Auf Veranlassung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Professor CHUN, machte ich mich nun daran, nach solchen Erscheinungen bei den Hexapoden zu suchen. Von vorn herein behielt ich die Ephemeridengattungen Cloë Burm. und Potamanthus Pict. im Auge, bei denen eine Zweitheilung des Auges bekannt war.

Bereits die Altmeister der Entomologie, RÉAUMUR und DE GEER entdeckten die Zweitheilung des Auges bei Cloë, von der sie auch Abbildungen gaben.

RÉAUMUR sagt (1738, Tom IV, p. 240): »Diese Fliege aus dem Geschlechte der sogenannten Eintagsfliegen hat vier Augen. Sie hat zwei an derselben Stelle wie die anderen Fliegen, die aber von geringer Ausdehnung sind. Sie wird wohl für die geringe Oberfläche dieser Augen schadlos gehalten durch zwei andere, deren jedes für sich etwas von der Gestalt eines Turbans hat, und die auf dem Scheitel neben einander stehen. Sie gleichen auch etwas einem Pilze, dessen Hut nur wenig den Stiel überragt, und dessen Oberfläche mit großer Kunst in äußerst kleine Facetten getheilt ist. Die zuerst erwähnten Netzaugen, die denen der anderen Fliegen gleichen, sind braun. Die Turbanaugen haben eine sehr schöne citronengelbe Farbe.«

DE GEER erkannte dann schon, dass es sich um einen Geschlechtsunterschied handelt, in so fern als nur das Männchen die getheilten Augen hat. Er schreibt (1779, Bd. II, 2. Thl., p. 28):

»Der Kopf dieser kleinen Ephemer, welche ein Männchen war, ist darum merkwürdig, weil daran vier netzförmige Augen, zwey große und zwey kleine sizen, welche eben so beschaffen sind als diejenigen, die RÉAUMUR an einer anderen Ephemerart beschrieben, und Turbansaugen (des yeux en Turban) benennet hat. Zu seiner Beschreibung darf ich nichts weiter hinzusezen, als dass die großen Turbansaugen unserer Ephemer hellbraun; die kleinen aber, die hinterwärts an der Seite der großen liegen, dunkelbraun sind. Die Turbansaugen, welche RÉAUMUR auch sehr gut mit den Champignons verglichen hat, nehmen beynahe den ganzen Vordertheil des Kopfes ein.«

Von einer anderen Art schreibt er (p. 33):

»Außer diesen beyden gewöhnlichen Augen aber haben die Männchen dieser Art, oben auf dem Kopf, zwischen denselben, noch zwey andere netzförmige, die senkrecht als zwo Säulen in

die Höhe stehen. Bey Gelegenheit einer anderen Art Ephemermännchens haben wir dieser Augen schon gedacht. RÉAUMUR hat sie mit Turbans oder Schwämmen verglichen, deren Huth ein wenig über den Fuß hervorstehet. Blos und allein haben sie die Männchen.

Bey unserer Ephemer waren sie gelb braunröthlich. Sie sehen wie ein Paar fast cylindrische Säulen oder Fußgestelle aus, deren Oberende flacherhaben und mit sehr feinem Gitterwerk bezeichnet ist. Sie sind von ziemlicher Höhe, und geben dem Kopf ein sonderbares Ansehen.«

Eine genauere Darstellung vom äußeren Habitus dieser zweigetheilten Augen der Männchen von Cloë Burm. giebt PICTET (1845), auf dessen Angaben ich weiter unten zurückkommen werde. EATON (1888) übernimmt von RÉAUMUR die Bezeichnung »Turbanaugen« und giebt von einigen Arten sehr genaue Abbildungen.

Als es mir nun im Herbste vorigen Jahres gelang, ein Exemplar von Cloë pumila Burm. zu erbeuten, fand ich zu meinem Erstaunen bei der mikroskopischen Untersuchung der inneren Struktur eine Ungleichmäßigkeit der beiden Augenpaare, die meine kühnsten Erwartungen übertraf. Man muss sich wundern, dass eine solche ungleichmäßige innere Ausbildung bisher so gut wie unbekannt geblieben ist. Nur einige kurze Bemerkungen finde ich über diese Augen in der Litteratur. Einerseits giebt CIACCIO (1880) eine Notiz, über die mir nur ein Referat zu Gebote steht (Journ. of the Royal Micr. soc. 1882, p. 609), und andererseits liefert CARRIÈRE in seinen »kurzen Mittheilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane« (Zool. Anz. IX, p. 479) eine knappe Beschreibung der Augen, ohne aber auf die verschiedene physiologische Wirksamkeit der beiden Augenpaare und ihre biologische Bedeutung einzugehen. Eine ausführliche Publikation, die er vorbereitet hatte, ist nicht mehr erschienen.

Nachdem ich bei Cloë Burm. die erwähnte Ungleichheit im mikroskopischen Bau der beiden Augenpaare gefunden hatte, untersuchte ich auch die Augen der anderen Ephemeriden, so weit sie mir zu Gebote standen. Es gelang mir auch hier eine Reihe aufzustellen, die uns den phylogenetischen Entwicklungsgang des einfachen ungetheilten Auges bis zu jenem Extrem zeigt.

Ich will im Folgenden zunächst die Ephemeridenaugen einer anatomischen Betrachtung unterziehen, um dann die physiologische und biologische Bedeutung der Zweitheilung des Auges bei Cloë Burm. und ihre allmähliche Entwicklung zu besprechen.

Materialbeschaffung.

Das Material beschaffte ich mir theils durch Einfangen der ausgebildeten Thiere, theils durch Zucht aus Larven. Cloë pumila Burm. fand ich Anfang August an schnell fließendem Wasser, wo sie am Schilfe sitzen, mit dem etwas in die Höhe gehobenen Hinterleib und den ausgebreiteten Schwanzfäden ständig hin und her wackelnd. In demselben Wasser (dem Schwarzwasser hinter dem Scheitniger Parke in der Nähe von Breslau) und zur selben Zeit bis tief in den Herbst hinein fing ich auch die Larven von Cloë fuscata L. Sie hielten sich hier an den Stellen auf, wo das Wasser reißend über Kies hinströmt. Dies deutet schon darauf hin, dass sie sehr sauerstoffbedürftig sind. Hielt man sie in einem nicht gut durchlüfteten Gefäße, so gingen sie rasch ein. Im engen Gefäße schwammen sie schon nach 12 Stunden fast sämmtlich als Leichen auf der Oberfläche. Wurde durch das Gefäß ein Luftstrom geleitet, so hielten sie sich ganz gut.

Wiederum in demselben Wasser fing ich im Frühjahr die Larven von Potamanthus brunneus, und zwar Mitte April ziemlich ausgewachsen. Auch einzelne ausgekrochene Thiere fand ich in der zweiten Hälfte des April.

Pictet giebt an, dass die Larven von Potamanthus Pict. sich mit Pflanzenstückchen und Detritus umgeben. Ich konnte nichts davon bemerken. Auch seine weitere Angabe, dass sie sich nur schwerfällig im Wasser fortbewegen, kann ich nicht bestätigen. Im Gegentheil bemerkte ich, dass sie sehr gut zu schwimmen verstehen, wenn sie allerdings auch nicht die Beweglichkeit der Larven von Cloë besitzen.

Die verschiedenen Arten von Baëtis Leach. fand ich das ganze Jahr hindurch an Mauern, Bäumen, Sträuchern, Pfählen etc., oft ziemlich weit vom Wasser entfernt.

Ephemera vulgata flog im Mai in großen Schwärmen auf den Wiesen an der sanft fließenden Ohle. Palingenia virgo Ol. erhielt ich durch Herrn Professor Karsch aus dem Berliner Museum zugesendet.

Untersuchungsmethoden.

Zur Härtung der Augen wandte ich mit gutem Erfolge an: Alkohol, warme Sublimatlösung, Pikrinessigsäure, Perényi'sche Flüssigkeit, und ein von Rosenstadt (1896, p. 749) angegebenes Gemisch

von Sublimatlösung und Perényi'scher Flüssigkeit. Weniger gute Dienste leistete mir Pikrinschwefelsäure, und nach der Golgi'schen Methode erhielt ich nur negative Resultate.

Einige Schnittserien depigmentirte ich mit einem Gemisch von stark verdünnter Salz- und Salpetersäure, wie es ebenfalls Rosenstadt (1896, p. 749) angiebt.

Die Schnitte färbte ich mit alkoholischem Karmin, Pikrokarmin nach Chun und nach Weigert, Boraxkarmin und Jodgrün-Säurefuchsin. Mit Hämatoxylin erreichte ich wenig, eben so mit einer Beitze von schwefelsaurem Eisenammonoxyd und Hämatoxylin, wie es Heidenhain angiebt. Zur Färbung der Krystallkegel und des Rhabdoms wandte ich mit sehr gutem Erfolge eine wässerige Lösung von Säurefuchsin an.

Die Schnitte führte ich in einer Dicke von 5—10 μ senkrecht zur Körperachse, wobei ich sowohl Längs- als Querschnitte durch die Facettenglieder erhielt.

Ich bettete meist in Glycerin ein, da in Kanadabalsam manche Einzelheiten verschwanden.

Anatomie des Ephemeridenauges.

Allgemeiner Typus des Ephemeridenauges.

Das Ephemeridenauge ist mit einem wohl ausgebildeten Krystallkegel ausgestattet, gehört demgemäß nach Grenacher (1879, p. 75) zu dem euconen Typus.

Jedes Facettenglied, wie ich nach Exner den zu jeder Corneafacette gehörigen Theil des Gesammtauges nennen will, zeigt im euconen Auge folgenden Bau: Am distalen Ende liegt die Cornea. Sie zeigt fast allgemein eine Schichtung, wie sie nach Chun (1894, p. 218) besonders auffallend am Schizopodenauge zu sehen ist. Auch bei der bikonvexen Cornea des Ephemeridenauges findet man einen starken lichtbrechenden äußeren und einen schwächer lichtbrechenden inneren Theil, die zusammen gleichsam ein achromatisches System bilden.

Betreffs der Entstehung der Cornea nahm man allgemein an, dass sie eine Ausscheidung der Krystallkegelzellen sei, bis Claus (1879, p. 73) bei Phronima zwei Hypodermiszellen als Matrixzellen der Cornea beschrieb. Dann fand Chun (1896, p. 219) bei den Schizopoden durchgängig Corneakerne, die sich allerdings nur schwach färben und daher leicht übersehen werden konnten.

So waren denn für die Kruster besondere Matrixzellen der Cornea nachgewiesen; doch für die Insekten nahm man nach wie vor eine Ausscheidung der Cornea durch die Krystallkegelzellen an. JAKOBSEN (1893, p. 472) spricht als Resultat seiner Untersuchung über die Entwicklung des Imagoauges von Vanessa urticae L. seine Ansicht mit Entschiedenheit dahin aus, dass sich »kein Zelllager nachweisen lässt, das getrennt von den Krystallkegelzellen die Ausscheidung der Cornealinsen übernimmt«.

Bei den Ephemeriden fand ich jedoch fast durchgehend den zwischen der Cornea und den Krystallkegelzellen liegenden Raum deutlich zweigetheilt. Er besteht also offenbar aus zwei Zellen. Kerne konnte ich mit Sicherheit allerdings nur im Stirnauge von Cloë Burm. nachweisen, doch waren Reste von solchen verschiedentlich vorhanden. Ich gebe in Fig. 20 ein solches Bild. Die granulirten Massen im Inneren der Zellen sind offenbar Kernrudimente. Es ist ja leicht möglich, dass in den Zellen, die ihre Aufgabe erfüllt haben, der Kern zu schwinden beginnt.

Für das eukone Auge typisch ist der Krystallkegel mit den Resten der vier Zellen, die ihn ausgeschieden haben, und ihren Kernen. Diese Kerne, welche CLAPARÈDE als »SEMPER'sche Kerne« bezeichnet, liegen im Ephemeridenauge kappenförmig über dem Krystallkegel, der die Form eines Konus mit abgerundeter Spitze und Basis hat.

Ich brauche wohl nicht erst darauf hinzuweisen, dass sich im Ephemeridenauge durchaus kein Zusammenhang des Krystallkegels mit dem Rhabdom vorfindet, wie ihn PATTEN bei manchen Arthropoden bemerkt haben will — er hat ja auch seine Ansicht selbst zurückgenommen —, dass sich vielmehr allgemein gerade das Gegentheil nachweisen lässt.

Als lichtpercipirender Apparat fungirt die Retinula. Sie besteht bei den Ephemeriden, wie ja fast überall, aus sieben Zellen, die ein centrales Rhabdom ausscheiden. Doch macht sich hier schon verschiedentlich die Neigung zum Schwunde einer dieser Zellen geltend. Die Kerne liegen am distalen Ende der Zellen.

Der von GRENACHER (1879, p. 78) aufgestellte Unterschied von Haupt- und Nebenpigmentzellen oder von Pigmentzellen erster und zweiter Ordnung, tritt auch beim Ephemeridenauge deutlich hervor. Die Hauptpigmentzellen umgeben hier in der Zweizahl das untere Ende des Krystallkegels. Die spindelförmigen Nebenpigmentzellen sind meist in großer Anzahl vorhanden und liegen um den Krystall-

kegel, die Hauptpigmentzellen um den oberen Theil der Retinula. Die Hauptpigmentzellen und die Retinulazellen führen ein schwarzes, braunschwarzes oder blauschwarzes Pigment im Gegensatze zu dem rothgelben oder rothbraunen der Nebenpigmentzellen. Auch im Ganglion opticum liegen oft nicht unbedeutende Pigmentmassen (Fig. 22 *P*).

Fassen wir das Gesagte noch einmal kurz zusammen, so ist also der Bau des Facettengliedes im Allgemeinen folgender:

Unter einer bikonvexen mehrschichtigen Cornea (Fig. 4 *C*) liegen zwei Corneazellen (Fig. 20). Dann folgt der Krystallkegel (Fig. 23 *K*) mit den SEMPER'schen Kernen (Fig. 23 *KK*). Hinter diesem liegt die siebentheilige Retinula, die ein centrales Rhabdom ausscheidet (Fig. 23 *R*). Die Hauptpigmentzellen liegen um den unteren Theil des Krystallkegels (Fig. 23 u. 25 *HPZ*), die Nebenpigmentzellen in einem weiteren Kreise um den oberen Theil des Facettengliedes (Fig. 23 u. 21 *NPZ*).

Von diesem »Normaltypus« jedoch finden sich nicht unbedeutende Abweichungen. Ich wende mich zur Besprechung der Augen der einzelnen Genera. PICTET (1845) unterscheidet folgende Gattungen: Ephemera, Palingenia, Baëtis, Potamanthus, Cloë, Caenis und Oligoneuria.

EATON (1888) nimmt zwar noch weitere Genera an, doch will ich mich an PICTET halten, wie ich auch die Bestimmung der untersuchten Arten hauptsächlich nach PICTET ausgeführt habe.

Cloë Burm.

Untersuchte Arten: Cl. fuscata L., Cl. pumila Burm.,
Cl. translucida Pict.
Fig. 1—13.

Das Weibchen hat Augen, die nach dem Normaltypus gebaut sind (Fig. 3). Das Männchen (Fig. 2) zeigt außer diesen Seitenaugen noch jene auffälligen Stirnaugen.

PICTET (1845, p. 48) schreibt über diese accessorischen Augen:

»Der Kopf zeigt von oben gesehen zwei riesige Augen, die ihn fast ganz bedecken, ja die ihn selbst nach hinten zu überragen. An den Seiten nimmt man zwei andere Augen wahr, deren äußerer Rand allein sichtbar ist, und die in ihrer Form an jene des Weibchens erinnern. Betrachtet man den Kopf von der Seite, so erkennt man, dass letztere Organe den normalen Platz des Auges einnehmen, und dass es die eigentlichen Analoga derer des Weibchens sind. Man sieht auch, dass die beiden großen

Nebenaugen eine besondere, sehr beachtenswerthe Gestalt haben, wie sie Réaumur und de Geer unter dem Namen ‚Turbanaugen' beschrieben haben. Sie sind gebildet aus einer halbkugeligen reticulirten Calotte, oft roth oder gelb gefärbt, die getragen wird durch einen nach der Basis zu verjüngten obkonischen Ring.«

Diese Stirnaugen sind durchaus abweichend vom Normaltypus gebaut:

Die Cornea (Fig. 4 *C*) ist nach innen zu auffallend stark gewölbt. Deutlich ist die stärker und die schwächer lichtbrechende Schicht von einander abgesetzt. Der stärker lichtbrechende Theil ist schon für sich eben so stark gewölbt wie eine Corneafacette des Seitenauges. In dem schwächer lichtbrechenden Theile lässt sich wiederum eine Schichtung erkennen.

Unter der Cornea fand ich zwei sich schwach färbende lichtbrechende Gebilde, die Kerne der beiden Zellen, welche die Cornea ausgeschieden haben (Fig. 4 u. 5 *CK*). Der Krystallkegel (Fig. 4 *K*) ist ziemlich konsistent: Er schrumpft wenig und wird durch das Messer leicht aus seiner Lage gerissen. Allseitig umgeben ist er von den vier Zellen, die ihn ausgeschieden haben (Fig. 4 *KZ*). Auf Querschnitten zeigt er sich daher ringförmig von diesen Zellen umgeben (Fig. 7). Die Retinula hat eine ganz eigenartige Ausbildung (Fig. 1 u. 10). Sie hat sich in zwei Theile getrennt, die durch einen lichtbrechenden Faden mit einander in Verbindung stehen. Der obere Theil, den ich »Kerntheil« im Gegensatze zu dem unteren »Rhabdomtheil« nennen will, zeigt eine becherförmige Gestalt (Fig. 4 *KT*). Der Krystallkegel mit seinen Zellen ruht in ihm wie ein Ei im Eierbecher. Eine Ausscheidung von irgend welcher lichtbrechenden Substanz findet hier nicht statt. Hingegen liegen in diesem Theile die sieben Retinulakerne (Fig. 4, 8, 11 *RK*). Sehr instruktiv ist ein Querschnitt durch diese Region des Facettengliedes, wie ihn Fig. 8 zeigt. Hier sieht man zu äußerst einen Kranz gebildet aus den sieben Retinulazellen mit ihren Kernen. Ein zweiter Kranz wird gebildet von den Krystallkegelzellen, und zu innerst liegt der viertheilige Krystallkegel. Bei Cloë pumila allerdings trifft der Schnitt den Krystallkegel nicht mehr. Wir erhalten daher ein Bild, wie es Fig. 11 zeigt.

Der untere Theil, der Rhabdomtheil, zeigt die sieben Retinulazellen, die nach innen zu das Rhabdom ausgeschieden haben. Außerdem aber findet noch eine Ausscheidung am Rande der Retinula, und zwar an der Berührungsstelle je zweier Zellen statt. Hier finden

sich sieben stäbchenförmige, stark lichtbrechende Gebilde, die ich als »Nebenstäbchen« bezeichnen möchte. Sie setzen sich bei Cloë fuscata etwas von der Retinula ab (Fig. 9 *N.St*), während sie bei Cloë pumila in diese eingebettet erscheinen (Fig. 12 *NSt*).

Der Abstand beider Theile der Retinula von einander beträgt bei Cloë fuscata über ein Drittel, bei Cloë pumila sogar über die Hälfte der Länge der ganzen Retinula. Cloë pumila, das kleinere Thier, besitzt überhaupt Stirnaugen, welche an Umfang diejenigen von Cloë fuscata L. sowohl relativ wie absolut übertreffen.

Der Zwischenraum zwischen den Kerntheilen und den Rhabdomtheilen wird gefüllt von einer homogenen Flüssigkeit, oder dünnen Gallerte, durch welche die Fäden, die jene Theile verbinden, hindurchlaufen. Von Hauptpigmentzellen ist nirgends auch nur die geringste Spur zu sehen. Die Nebenpigmentzellen (Fig. 4, 5, 6 *NPZ*) sind in ihrem oberen Theile, d. h. oberhalb des Krystallkegels, kolbenförmig verdickt. Der untere, fadenförmige Theil zeigt nur noch an der Stelle, wo der Kern liegt, eine Anschwellung.

Die Retinulazellen sind fast vollkommen pigmentlos. Nur ganz am Grunde zeigen sich Pigmentreste, und auch diese nur bei einem Thiere, das nach Belichtung getödtet worden ist (Fig. 10). Bei Thieren, die vor ihrem Tode im Dunkeln gehalten worden waren, ist alles Retinapigment hinter die Membrana fenestrata gewandert, so dass nun die Retinulae vollkommen pigmentfrei sind (Fig. 1). Bei ganz besonders stark pigmentirten Exemplaren fand ich allerdings den ganzen Rhabdomtheil der Retinula, wenn auch nur schwach, mit Pigment ausgestattet. Bei solchen Thieren trat auch Pigment zwischen den Nervenfasern auf, da, wo sie den von Berger (1878) als Retina gedeuteten Theil des Ganglion opticum verlassen. Alles Pigment der Stirnaugen zeigt eine gelblichrothe Farbe. Die Retinula ist von Tracheen umgeben (Fig. 9 *T*), die an ihrem oberen Ende blasenförmig abschließen. Diese Enden überragen den Rhabdomtheil um eine Kleinigkeit (Fig. 1 u. 10 *T*). Die Krystallkegel sind am Rande des Auges klein und rückgebildet (Fig. 1 u. 10 *r.K*), während die zugehörigen Retinulae noch wohl entwickelt sind. Für die äußersten Retinulae endlich kommen überhaupt keine Krystallkegel mehr zur Ausbildung. Schnitte durch den Kerntheil der Retinula ergeben daher Bilder, wie Fig. 13 zeigt. Diese Kerntheile liegen an der Seitenwand des Auges an dem »obkonischen Ringe« Pictet's.

Direkt über der Membrana fenestrata liegen um jedes Facetten-

glied etwa zehn bis zwölf ziemlich große, sich stark färbende Kerne (Fig. 12 *). Über ihre Bedeutung bin ich mir vollkommen unklar. Ich vermuthe, dass sie nervöser Natur sind. Was das Ganglion opticum betrifft, so ist auch dieses getheilt, und zwar bis zum inneren Marklager herunter (Fig. 1).

Bei dem in Fig. 3 gezeichneten Weibchen fand ich die Tracheenstämme im Kopfe stark mit Pigment umhüllt. Über den feineren Bau des hier besprochenen merkwürdigen Stirnauges liegen, wie bereits oben erwähnt, nur die kurzen Mittheilungen von Ciaccio und Carrière vor. Ciaccio scheint nach dem oben erwähnten Referate nur den ausgezogenen Faden, nicht aber den Kerntheil gesehen zu haben. Carrière (1886, p. 481) bespricht zunächst die Anlage und Entwicklung des Stirnauges. Nach ihm legt es sich bei den Larven zugleich mit Beginn der Flügelbildung an. Die Epithelzellen verlängern sich, vom Rande der Seitenaugen aus beginnend, an der Stelle des künftigen Auges und spalten sich in zwei Schichten. Nun beginnt vom Centrum der Anlage aus die Bildung der Facettenglieder. Aus der oberen Schicht entstehen die Krystallkegelzellen, aus der unteren die Retinula- und Nebenpigmentzellen.

Carrière fährt dann fort: »Die Erhebung des Turbanauges über die Scheitelfläche muss erfolgen, während das Subimago ausschlüpft, doch gelang es nicht, ein Thier in diesem Momente zu überraschen. Dabei werden nicht etwa die ganzen Augen in die Höhe gehoben, sondern die Retinulaschicht behält annähernd die Stelle, welche sie bei der reifen Puppe einnahm, während die Krystallkegel mit dem trichterförmigen Ende des Rhabdoms, in welchem die Kegelspitze ruht, und den nebenliegenden Retinulakernen sich um fast die ganze Ommatidienlänge von der Retinula und dem Rhabdom entfernt. Jeder Kegel bleibt daher von einem, von dem Trichter ausgehenden, sehr feinen Faden mit dem übrigen Theil — der Hauptmasse — des Rhabdoms verbunden, und es macht den Eindruck, als ob der Faden aus der Achse des Rhabdoms herausgezogen sei. Der große Raum zwischen den beiden Schichten ist mit einer feinkörnigen gerinnenden Masse erfüllt, so dass die Erhebung nicht durch ein Einpumpen von Luft — was die starken zu den Augen führenden Tracheenstämme nahelegen —, sondern von Flüssigkeit zu Stande gebracht wird; nach innen zu wird die Flüssigkeit (oder Gallerte?) nicht direkt von den Retinulae, sondern von den das distale Ende desselben rosettenförmig umgebenden Tracheenblasen begrenzt.«

Auch mir ist es nicht gelungen die Thiere gerade beim Auskriechen zu beobachten, doch fand ich bei Thieren, die allerhöchstens seit fünf Minuten die Larvenhülle verlassen haben konnten, bereits vollkommen ausgebildete Stirnaugen.

Maße:

Cloë fuscata L. ♂

Durchschnittliche Länge der Facettenglieder des Seitenauges	0,12	mm
der Stirnaugen	0,24	»
der Retinula des Stirnauges	0,19	»
des Rhabdomtheiles	0,11	»
Abstand der Theile von einander	0,07	»
Dicke der Cornea	0,017	»
Breite der Cornea	0,02	»
Länge der Krystallkegel	0,032	»
Dicke der Krystallkegel	0,009	»

Cloë pumila Burm. ♂

Länge der Retinula des Stirnauges	0,28	»
des Rhabdomtheiles	0,12	»
Abstand beider Theile	0,15	»

Potamanthus Pict.

Untersuchte Art: Potamanthus brunneus Pict.

Fig. 14—18.

Auch hier zeigt das Männchen getheilte Augen. PICTET (1845, p. 49) schreibt: »Das Genus Potamanthus hat große Ähnlichkeit mit dem vorigen (Cloë), aber auch einige wesentliche Verschiedenheiten. Das Weibchen zeigt die normalen Verhältnisse, und das Männchen besitzt auch große, den gewöhnlichen aufgesetzte Augen. Der retikulirte Theil dieser Augen ist eben so groß wie bei der vorigen Gattung, aber abgerundet und getragen von einem viel weniger regelmäßigen und weniger sichtbaren Ringe, so dass diese Organe weniger über den Kopf erhoben sind, und dass ihr retikulirter Theil neben dem normalen Auge liegt, statt einen merklichen Zwischenraum zu zeigen.«

Auch bei Potamanthus Pict. zeigt sich eine große Verschiedenheit im Bau der beiden Augenpaare, wenngleich sie nicht so weit geht wie bei Cloë Burm. Das Seitenauge des Männchens und das Auge des Weibchens ist ganz nach dem Normaltypus gebaut. Auch das Stirnauge zeigt im Allgemeinen den Normaltypus, doch finden

sich hier noch folgende Eigenthümlichkeiten: Auf Querschnitten erscheinen die Facettenglieder bis zu einer bestimmten Höhe von einem Ring umgeben, wie es Fig. 18 zeigt. Auf Längsschnitten erhält man Bilder wie Fig. 19. Die Facettenglieder sind also bis zum zweiten Drittel ihrer Höhe von einer Hülle umgeben, und zwar derart, dass die Hüllen benachbarter Facettenglieder sich dicht an einander legen oder wohl auch verschmelzen. An ihrem oberen Ende laufen diese Hüllen spitz zu und schließen sich an die Facettenglieder an. Im Längsschnitt erscheinen sie fein gestrichelt. Ich glaube daher, dass sie aus verschmolzenen Tracheen entstanden sind. Auf Schnitten durch das ganze Auge erscheinen die Enden der Hüllen als Strich (Fig. 14). Sowohl Haupt- und Nebenpigmentzellen, als auch Retinulazellen sind im Stirnauge rothbraun pigmentirt.

Baëtis Leach.

Untersuchte Arten: B. cerea Pict., B. fluminum Pict., B. cyanops Pict., B. armata Eat.

Fig. 17—22.

Das Auge ist nach dem Normaltypus gebaut. Bemerkenswerth ist die große Zahl der Nebenpigmentzellen, deren zu jedem Facettengliede etwa 20—24 gehören (Fig. 21 *NP*). Der untere Theil des Auges des Männchens ist bedeutend stärker pigmentirt als der obere. Die Grenze zwischen beiden Theilen ist scharf (Fig. 22).

Die Nebenpigmentzellen sind im unteren Theile stärker pigmentirt, die Hauptpigmentzellen reichen weiter am Krystallkegel in die Höhe, und auch die Retinulazellen zeigen, namentlich am Grunde, mehr Pigment. Die Pigmentlage hinter der Membrana fenestrata ist hinter dem unteren Theile des Auges bedeutend dicker als hinter dem oberen. Auch im Ganglion opticum macht sich die ungleichmäßige Ausbildung noch geltend: Im oberen Theile des Auges liegt hinter der »Nervenbündelschicht« Ciaccio's (1884, p. 618) Pigment, auch im unteren Theile des Auges findet sich dieses Pigment, doch ist es hier etwas weiter nach innen gerückt und nicht so dick. An der Grenze greifen beide Pigmentlagen über einander (Fig. 22).

Maße bei B. cerea Pict. ♂.

Länge der längsten Facettenglieder	0,5 mm
Länge der längsten Krystallkegel	0,1 »
Länge der längsten Facettenglieder des Weibchens	0,21 »

Erwähnen will ich noch eine von PICTET nicht beschriebene Art, die nach seiner Eintheilung unter die Gattung Baëtis zu rechnen wäre, die aber EATON als Chirotonetes ignotus Walk. beschreibt (Fig. 23—28). Diese zeigt im Bau der Facettenglieder den Normaltypus, nur dass die Retinazellen oben sternförmig aus einander weichen (Fig. 26 u. 27). Im Gegensatze zu den bisher beschriebenen Arten von Baëtis fehlt ihr die auffallende ungleichförmige Pigmentirung. Näheres darüber weiter unten.

Die Maße sind folgende:

Länge des längsten Facettengliedes des Männchens . . 0,5 mm
Länge des längsten Facettengliedes des Weibchens . . 0,2 »

Ephemera L.

Untersuchte Arten: E. vulgata L., E. danica Müll. ♀

Fig. 29.

Das Auge ist nach dem Normaltypus gebaut. Auffällig ist die starke Rückbildung einer Retinulazelle (Fig. 29). Sie legt sich an manchen Stellen so eng an die Nachbarzellen an, dass es den Eindruck macht, als seien nur sechs Retinulazellen vorhanden. Die Retinulazellen sind nur an ihrem inneren Rande pigmentirt. Die Verhältnisse liegen also hier ähnlich wie bei Palingenia virgo Ol. (siehe weiter unten, vgl. auch Fig. 33).

Palingenia Burm.

Untersuchte Art: P. virgo Ol.

Fig. 30—33.

Diese Gattung besitzt Augen, welche vollkommen vom Normaltypus abweichen. Die Cornea ist nach außen zu konvex, nach innen zu konkav. Direkt unter ihr liegen die Krystallkegelzellen (Fig. 30 *KZ*). Diese scheiden jedoch keinen wohlgebildeten Krystallkegel aus. Nur in ihrem unteren Theile erfolgt eine Ausscheidung, die sich aber nicht scharf gegen die Zelle absetzt. Um daher die Grenze nachzuweisen, musste ich zu Färbemitteln greifen.

Ich wandte eine wässerige Lösung von Säurefuchsin an, durch welche Krystall und Rhabdom intensiv roth gefärbt werden, während die übrigen Theile hellroth bleiben. Die Schnitte müssen aber aus der Flüssigkeit sofort in Glycerin gebracht werden, da Alkohol und Wasser die Färbung wieder auszieht.

Es zeigte sich nun Folgendes: Die Krystallkegelzellen bilden nach unten zu eine theils mehr, theils minder scharf abgesetzte

Ausscheidung, die die Form eines bikonkaven Cylinders hat und als Homologon des Krystallkegels zu deuten ist. In der oberen Kavität liegen die Krystallkegelzellen, in die untere ragt die Retinula hinein.

Ist schon dieser Theil des Facettengliedes auffallend gebildet, so zeigt auch die Retinula einen ungewöhnlichen Bau: Es sind zwar sieben Retinulazellen vorhanden, doch ist eine von diesen ganz kurz geblieben. Sie erreicht kaum den vierten Theil der Länge der übrigen. In den oberen drei Viertheilen sind also nur sechs Retinulazellen vorhanden (Fig. 32). Diese scheiden ein auffallend dickes, stark lichtbrechendes Rhabdom aus (Fig. 32). Auf Querschnitten hat es etwa die Gestalt eines Rechteckes, bei dem zwei gegenüberliegende Seiten eingebuchtet sind.

Die Kerne der sechs Retinulazellen liegen in zwei Drittel Höhe, der siebente ganz unten (Fig. 30 *). Von Hauptpigmentzellen konnte ich nichts wahrnehmen. Die Nebenpigmentzellen ziehen weit abwärts. Ihre Kerne liegen etwas oberhalb der Retinulakerne (Fig. 30). Das Pigment der Nebenpigmentzellen ist vollkommen schwarz. Die Retinulazellen sind nur am inneren Rande pigmentirt; nach außen zu sind sie fast vollkommen pigmentfrei (Fig. 30—33). Was dem Auge an lichtbrechender Substanz durch die rudimentäre Ausbildung des Krystallkegels also abgeht, ist ihm wieder ersetzt durch die starke Ausbildung des Rhabdoms. Es bildet also gleicham eine Zwischenstufe zu dem pseudoconen und aconen Auge hin, bei denen sich ja auch stets umfangreiche Ausscheidungen der Retinulazellen finden.

Maße:

Durchschnittslänge des Facettengliedes des Männchens .	0,2	mm
des Weibchens .	0,25	»
Größter Durchmesser des Rhabdoms	0,075	»

Caenis Stephens.

Untersuchte Art: C. lactea Hoffm.

Auch dies Auge zeigt ein auffallend stark ausgebildetes Rhabdom, doch sind im Gegensatze zu Palingenia virgo Burm. die Krystallkegel gut ausgebildet.

Physiologische und biologische Bedeutung des Geschlechtsdimorphismus der Ephemeridenaugen.

Fast durch die ganze Reihe der Ephemeriden können wir verfolgen, dass die Männchen mit bedeutend größeren Augen ausgestattet

sind, als die Weibchen. Man kann also schon a priori annehmen, dass die ersteren mit einem besseren Sehvermögen begabt sind. Dieser Geschlechtsdimorphismus ist, wie wir sehen werden, bedingt durch die Art, wie das Männchen zum Zwecke der Begattung das Weibchen aufsucht.

Bevor ich nun die Bedeutung des oft monströs entwickelten Stirnauges für das geschlechtliche Leben der Ephemeriden aus einander setze, wird es zweckdienlich sein, mit wenigen Worten auf die EXNER'schen Anschauungen über das Sehen der Arthropoden einzugehen. Die MÜLLER'sche Theorie vom musivischen Sehen des Facettenauges ist jetzt die allgemein herrschende, nachdem sie von GRENACHER (1879) auf Grund morphologischer Untersuchungen und von EXNER auf Grund physiologischer Studien als die einzig haltbare nachgewiesen worden ist. Nach EXNER (1891) giebt es zwei Möglichkeiten, wie ein Thier mit facettirten Augen sieht, nämlich entweder durch ein »Appositionsbild« oder durch ein »Superpositionsbild«.

In jedem Facettengliede eines Auges mit »Appositionsbild« werden alle Strahlen, die nicht senkrecht auf die Cornea fallen, durch den als »Linsencylinder«, d. h. als Cylinder, dessen Lichtbrechungsvermögen nach der Achse zu allmählich zunimmt, wirkenden Krystallkegel nach den Seiten zu eliminirt und durch das Pigment absorbirt. Jedes Facettenglied wird also nur von den annähernd senkrecht auf die Cornea auffallenden Strahlen eine Lichtempfindung bekommen. Aus diesen einzelnen Lichtpunkten baut sich dann mosaikartig, »musivisch« das Gesammtbild auf. Ähnlich setzt sich auch das Gesammtbild im Auge mit Superpositionsbild zusammen, doch tritt hier noch Folgendes ein: Strahlen, die annähernd parallel auf das Auge auffallen, werden von den lichtbrechenden Apparaten mehrerer benachbarter Facettenglieder so gebrochen, dass sie sich in einem Lichtpunkte am distalen Ende desjenigen Facettengliedes vereinigen, das von den Strahlen senkrecht getroffen wird.

Natürlich muss hier zwischen dem lichtbrechenden und dem lichtpercipirenden Apparate sich ein durchsichtiger, pigmentfreier Raum befinden, d. h. die Krystallkegel müssen sich weit vom Rhabdom entfernt haben. Das ist nach EXNER ein Merkmal, woraus man auf das Zustandekommen eines Superpositionsbildes schließen kann. Ein anderes ist das Phänomen der Pigmentwanderung, die den Zweck hat, im Auge mit Superpositionsbild, das dem Lichte ausgesetzt wird, durch Abblenden ein Appositionsbild hervorzurufen.

Es entsteht also auch im Auge mit Superpositionsbild ein aus

einzelnen Lichtpunkten mosaikartig zusammengesetztes aufrechtes Gesammtbild; doch ist hier beim Zustandekommen jedes einzelnen Lichtpunktes eine weit größere Anzahl Strahlen thätig, als beim Auge mit Appositionsbild: Die Strahlen werden besser ausgenutzt. In Folge dessen hat das Auge mit Superpositionsbild den Vorzug größerer Lichtstärke und wird also namentlich zum Sehen in der Dämmerung und in der Nacht geeignet sein.

Die Bedeutung des getheilten Auges von Cloë.

Betrachten wir von diesen physiologischen Gesichtspunkten aus das Stirnauge von Cloë Burm. ♂. Zwischen dem lichtbrechenden Apparate und dem oberen Ende des Rhabdomtheiles der Retinula liegt ein durchsichtiger Raum. Das Pigment hat bei einem im Dunkeln getödteten Thiere (Fig. 1) eine andere Stellung als bei einem solchen, das im Hellen getödtet worden ist (Fig. 10). Das Stirnauge stellt sich also als Auge mit Superpositionsbild dar. In den Seitenaugen hingegen schließt sich die Retinula mit dem ausgeschiedenen Rhabdom direkt an den Krystallkegel an; auch findet keine Pigmentwanderung statt. Es entsteht also ein Appositionsbild.

So finden wir denn bei Cloë Burm. ♂ ein Augenpaar mit Appositionsbild — die Seitenaugen — und eins mit Superpositionsbild, — die Stirnaugen —. Bei einem und demselben Thiere sind also die beiden Modalitäten des Sehens vermittels Facettenaugen verwirklicht. Die Bedeutung eines Auges mit Superpositionsbild ist nun die eines Dunkelauges. Wir erkennen also die Stirnaugen von Cloë ♂ als besonders für das Sehen in der Dunkelheit geeignet. Doch hat das Stirnauge noch weiterhin seine physiologische Eigenthümlichkeit: Wie wir sahen, ist nur der unterste Theil der Retinula mit Pigment ausgestattet. Das Auge würde also dem »iridopigmentären« Typus Chun's (1896, p. 242) sich nähern. Die Strahlen, die nicht vom Rhabdome gefangen werden, und die bei stark pigmentirten Augen eine Absorption durch das Retinapigment erfahren, werden hier noch eine ganze Reihe der benachbarten Facettenglieder in Erregung setzen. Dadurch entstehen Zerstreuungskreise, die zwar die Schärfe des gesehenen Bildes beeinträchtigen, die aber andererseits, wie Exner (1891, p. 182) nachweist, das Sehen von Bewegungen begünstigen. Unterstützt wird diese Fähigkeit eben so wie die des Sehens in der Dunkelheit wohl noch durch die »Nebenstäbchen«, durch welche die percipirenden Elemente ganz bedeutend vermehrt werden. So finden wir denn beim Männchen von Cloë Burm. accessorische Augen, die

ihm das Sehen in der Dunkelheit ermöglichen und die in hohem Grade für das Erkennen von Bewegungen eingerichtet sind.

Fragen wir uns nun, welche biologische Bedeutung dieses Auge für das Thier hat, so müssen wir von vorn herein ausschließen, dass es irgend wie zu dem Nahrungserwerb in Beziehung steht, da ja Subimago und Imago der Ephemeriden verkümmerte Mundwerkzeuge haben, und daher gar nicht auf Nahrungssuche ausgehen. Weiterhin könnte das Auge dem Thiere auch den Vortheil bringen, die Bewegungen eines nahenden Feindes rechtzeitig erkennen zu lassen und vor diesem zu warnen.

Das mag ja wohl auch der Fall sein, wie aus folgender Beobachtung hervorgeht: Während die anderen Gattungen der Ephemeriden den Tag über träge an Bäumen, Sträuchern, Wänden etc. sitzen und sich ohne einen Fluchtversuch zu machen ergreifen lassen, scheint Cloë das Herannahen eines Feindes sofort zu bemerken: Wenn man sich nähert, huschen sie sofort auf die andere Seite des Schilfblattes — an solchen fand ich sie meist, — und, wenn man nach ihnen greift, fliegen sie rasch ab. Es ist wohl möglich, dass sie mit den Stirnaugen die Bewegungen rechtzeitig wahrnehmen, möglich ist aber auch, dass sie schon an und für sich mobileren Temperamentes sind als die anderen Ephemeriden.

Wenn man sich aber erinnert, dass das Stirnauge nur dem männlichen Thiere zukommt, so ist es ohne Weiteres klar, dass die Augen in irgend welcher Beziehung zum Geschlechtsleben des Thieres stehen. Wir werden sehen, dass die sonderbare Ausbildung des Auges sich mit Leichtigkeit aus der Art erklärt, wie die Geschlechter bei ihrem Liebesspiel sich suchen und finden.

Eaton (1888, p. 9) beschreibt den Hochzeitsflug der Ephemeriden folgendermaßen:

»Viele kennen die gewöhnliche Flugart einiger der häufigeren Eintagsfliegen, besonders der Männchen. In Folge einer unterbrochenen Aktion der Flügel besteht sie in einer tanzartigen Bewegung, meist senkrecht auf und nieder: Ein schnelles Aufsteigen und dann ein gemächliches sich Sinkenlassen in steter Wiederholung. Der Körper wird während des Aufsteigens in einer wenig von der Senkrechten abweichenden Lage getragen, die Füße nach vorn gestreckt, die Schwanzfäden nachschleppend. Heptagenia (Baëtis), die, eben so wie ihre Verwandten, auch diese Lage, den Kopf gegen Wind gerichtet, einnimmt, nur dass die Schwanzfäden gespreitzt sind, hat dadurch im Axe-Thale (Devon) den Namen

»gelbe Aufrechte« (Yellow Uprights) erhalten. Während des Sinkens wird der weniger steil gehaltene Körper getragen durch die bewegungslos halb ausgebreiteten Flügel und die ausgestreckten Schwanzfäden.«

Wenn auch dieser Hochzeitsreigen der männlichen Ephemeriden längst bekannt war, so finden sich doch über den Akt der Begattung selbst bei den älteren Forschern die verschiedensten Ansichten, und erst in der neueren Zeit sind genauere und zuverlässigere Beobachtungen darüber gemacht und veröffentlicht worden.

Wiederum ist es Eaton, der am genauesten den Vorgang beschreibt (1888, p. 10).

»Die meisten Ephemeriden begatten sich während des Fluges, das Männchen zu unterst. Es schießt von unten an das Weibchen heran, umklammert den Prothorax mit seinen verlängerten Vordertarsen (deren Gelenk mit der Tibia so eingerichtet ist, dass es eine Supination des Tarsus gestattet), biegt seinen Hinterkörper über den Rücken, packt mit seinen Zangen den hinteren Theil des siebenten ventralen Segmentes und mit den äußeren Schwanzfäden umfasst es das sechste Segment.«

Diese Angaben Eaton's geben uns den Schlüssel zum Verständnisse für die sonderbaren Stirnaugen des Männchens von Cloë Burm. Diese liegen gerade in der Flugrichtung des Thieres, die in der Hauptsache senkrecht auf und nieder geht. Sie sind es also, mit denen das Männchen bei seinem Hochzeitsfluge, der nach Sonnenuntergang stattfindet — daher das Dunkelauge — die Bewegungen des über ihm schwebenden Weibchens wahrnimmt. Diese weitgehende Differenz in den Augen der beiden Geschlechter erklärt sich als eine Folge der natürlichen Zuchtwahl aus der bedeutenden Überzahl der Männchen. Nach Taschenberg (»Brehm's Thierleben«, 1877, Bd. IX, p. 508) sollen bei den Ephemeriden unter Tausenden von Männchen nur wenige Weibchen vorkommen.

Wenn ich diese Angabe auch für übertrieben halte, so kann ich für Cloë Burm. Folgendes erwähnen:

Von Cloë pumila Burm. fand ich fast nur Männchen. Während des ganzen Herbstes erbeutete ich nur drei oder vier Weibchen, während ich nie zum Fange ausging, ohne einige Männchen zu finden. Andererseits krochen mir von Cloë fuscata L., die ich aus Larven zog, Alles in Allem eben so viel Weibchen wie Männchen aus. Allerdings ist es möglich, dass sich gerade die männlichen Larven schlechter hielten als die weiblichen, eine Vermuthung, die dadurch

an Wahrscheinlichkeit gewinnt, dass unter den zuerst ausgekrochenen Thieren die Männchen überwogen, dann später die Weibchen, und dass schließlich zuletzt überhaupt keine Männchen mehr, sondern nur noch Weibchen auskrochen.

Die Augen der anderen Ephemeridengattungen.

Eine so weitgehende Ungleichmäßigkeit in der Ausbildung des Auges, wie sie sich in den beiden Augenhälften von Cloë ausspricht, finden wir nicht mehr in der Reihe der Ephemeriden. Hier zeigen sich nur noch Augen mit Appositionsbild. Doch kann man fast durchgehend wahrnehmen, dass der Augenbau der Männchen das Entstehen von Zerstreuungskreisen begünstigt, dass also die Augen dieser besser zum Erkennen von Bewegungen eingerichtet sind als die der Weibchen.

Wie Exner (1891, p. 182) bemerkt, arbeiten auch im Auge mit Appositionsbild das Pigment und das gleich einem Glasstabe bei einer Mikroskopirlampe wirkende Rhabdom nicht so genau, dass nicht doch ein größerer oder kleinerer Zerstreuungskreis entstände. Ein einfallender Strahl wird nicht bloß ein Facettenglied in Erregung setzen, sondern mehr oder weniger auch auf die benachbarten wirken. Je größer ein Zerstreuungskreis ist, desto besser wird das Auge Bewegungen erkennen: Das Zustandekommen eines solchen wird nun auf verschiedene Weise erleichtert und zwar 1) durch farbige Pigmentirung, 2) durch schwarze, aber schwache Pigmentirung, 3) durch Verlängerung der Facettenglieder. Wir werden sehen, in welcher Weise diese Faktoren für Augen der männlichen Ephemeriden Gültigkeit haben.

Wie bereits erwähnt, zeigt außer Cloë Burm. unter den deutschen Gattungen noch Potamanthus Pict. getheilte Augen.

Wenn auch in dem Stirnauge dieser Gattung kein Superpositionsbild mehr zu Stande kommt, so ist doch der Dimorphismus der beiden Augenpaare noch ziemlich bedeutend, und das Stirnauge ist durchaus für das Erkennen von Bewegungen eingerichtet. Einmal sind die Facettenglieder bedeutend länger als im Seitenauge, dann findet sich im Stirnauge nur farbiges Pigment, und auch dieses in nur sehr geringer Menge. Das Entstehen von Zerstreuungskreisen und damit die Fähigkeit des Erkennens von Bewegungen ist also auf jede Weise begünstigt.

Ich will noch erwähnen, dass ich bei Eaton ein Auge abgebildet finde, das seiner Ausbildung nach zwischen Potamanthus und

Cloë stehen würde. Es ist das Auge der in Europa nicht vorkommenden Gattung Atalophlebia Eat.

Auf welche Weise das Stirnauge von Cloë Burm. ♂ aus einem Auge, wie es Potamanthus zeigt, entstanden sein mag, dafür geben uns die rudimentären Krystallkegel und die Retinulae, zu denen keine Krystallkegel ausgebildet werden, im Auge von Cloë einen Fingerzeig. Sie weisen darauf hin, dass dieses Auge nicht dadurch entstanden zu denken ist, dass alle Facettenglieder im Laufe der phylogenetischen Entwicklung immer mehr ihre Richtung der Vertikalen näherten, sondern dass die Facettenglieder, die zwischen den annähernd senkrecht nach oben gerichteten und dem unteren Theile des Auges lagen, eine Rückbildung erfahren haben. Also auch hierin zeigt sich eine Analogie mit den pelagischen Tiefseekrustern, namentlich mit Arachnomysis und Stylocheiron (Chun, 1894, p. 235).

Eine noch weniger weitgehende Theilung des Auges, wie bei Potamanthus Pict., aber doch immerhin noch eine innere Theilung, finden wir bei Baëtis Leach.

Hier zeigen sich die Augen des Männchens hoch über den Scheitel gewölbt. Die oberen Facettenglieder weisen den unteren gegenüber eine ganz bedeutende Verlängerung auf. Endlich lässt das Auge jene bereits erwähnte ungleiche Pigmentirung erkennen. Hier finden wir also immer noch zwei der oben erwähnten Faktoren zur Erzielung von Zerstreuungskreisen angewandt. Gegen Potamanthus Pict. zeigt sich auch der Rückschritt, dass die obere Hälfte des Auges nicht farbig pigmentirt ist, sondern ein schwarzes, allerdings weniger dichtes Pigment aufweist als der untere Theil des Auges.

Auch äußerlich ist die Theilung des Auges angedeutet: Wir finden hier die tiefe Rinne, die wir bei Potamanthus sahen, als zarte seichte Furche wieder.

Bei Chirotonetes Walk. findet man diese innere Theilung des Auges nicht mehr. Die Augen sind hier wie bei Baëtis Leach. über den Kopf zusammengewölbt, die nach oben gerichteten Facettenglieder sind bei Weitem länger als die unteren. Wenn diese unteren Facettenglieder immerhin noch etwas dunkler pigmentirt sind als die oberen, so ist der Unterschied doch nicht annähernd so auffallend wie bei Baëtis Leach., und namentlich fehlt die scharfe Grenze. Eine äußere Furche ist schwach angedeutet.

Hier würden sich wahrscheinlich die Augen von Oligoneuria Pict. anreihen, die auch noch über den Scheitel zusammengewölbt

sind, die aber, wenigstens nach der Beschreibung von EATON (1888, p. 29) keine äußere Furche mehr erkennen lassen.

Auf der nächst niedrigeren Entwicklungsstufe steht das Auge des Männchens von Ephemera L. Während die Augen bisher eine so bedeutende Wölbung zeigten, dass sie auf dem Scheitel fast zusammenstießen, finden wir dies bei Ephemera L. nicht mehr. Wohl weist das Männchen noch größere Augen auf als das Weibchen, doch sind hier nicht mehr die oberen, sondern alle Facettenglieder gleichmäßig verlängert. Um das Sehen nach oben noch zu ermöglichen, sind die Augen des Männchens knopfförmig vom Kopfe abgesetzt.

Aus der bis hierher verfolgten Reihe können wir uns die phylogenetische Entstehung der Stirnaugen von Cloë klar machen, die etwa folgendermaßen zu denken wäre: Die Augen des Männchens setzen sich knopfförmig vom Kopfe ab und zeigen eine Verlängerung der Facettenglieder (Ephemera). Die oberen Facettenglieder verlängern sich mehr; es entsteht zugleich ein Zusammenwölben der Augen über den Scheitel (Oligoneuria?). Die obere Hälfte des Auges erfährt eine Verminderung des Pigmentes (Chirotonetes). Die untere stark pigmentirte Hälfte setzt sich scharf gegen die obere weniger pigmentirte ab; äußerlich tritt eine seichte Furche auf (Baëtis). Diese Furche wird tiefer, so dass sie das Auge vollkommen in zwei Theile theilt. Der obere Theil erhält ein farbiges Pigment (Potamanthus). Nur die annähernd senkrechten Facettenglieder des oberen Theiles bleiben bestehen, während die anderen verschwinden. Die Krystallkegel entfernen sich von den Rhabdomen (Cloë).

Palingenia virgo Ol. zeigt auch hier wieder ein völlig abweichendes Verhalten. Das Weibchenauge übertrifft hier das Männchenauge etwas an Größe. Dieses letztere zeigt nicht eine Verlängerung der Facettenglieder nach oben hin, sondern eher im Gegentheil der nach unten zu gerichteten, wie Fig. 34 zeigt. Eine Erklärung dieser Erscheinung wäre gegeben, wenn man annimmt, dass die Begattung hier eben so stattfindet, wie sie CORNELIUS (1848) bei Palingenia longicauda Oliv. beobachtet hat. Er schreibt hierüber: »Zur Zeit, wenn die Menge der fliegenden Thiere ihre größte Höhe erreicht hat, schwimmt eine große Zahl von Weibchen ruhig auf der Oberfläche des Wassers, indem sie sich ganz passiv verhalten und den Besuch der Männchen erwarten, welche über dem Wasser dahinfliegen. Jetzt setzt sich ein Männchen auf das Weibchen, das gewöhnlich nur dann unruhig wird, wenn mehrere Männchen sich um seinen Besitz streiten. Sobald nun beide in Ruhe gekommen sind, weiß das Männchen zur

rechten Seite des Weibchens sich so hinabzusenken und zu wenden, dass es fast ganz unter das letztere zu liegen kommt. . . . .«

In diesem Falle wäre es also klar, wesshalb der untere Theil des Auges die verlängerten Facettenglieder zeigt und zum Erkennen von Bewegungen geeignet ist. Ich halte es für wahrscheinlich, dass auch bei Palingenia virgo die Begattung in derselben Weise stattfindet. Denn dem Fluge scheint jenes Auf- und Niedertanzen zu fehlen. Ich sah die Thiere während der Dämmerung über dem Wasser schweben und gegen den Wind gerade so schnell anfliegen, dass sie ungefähr auf derselben Stelle blieben (cf. Nachtrag).

Unter dem Material, das ich durch die Freundlichkeit des Herrn Professor Karsch aus dem Berliner Museum erhielt, fand ich ein einziges Männchen, während die übrigen Exemplare — etwa 70 bis 80 an der Zahl — alles Weibchen waren. Wenn dies Verhältnis dem natürlichen auch nur annähernd entspricht, so hätten allerdings die Männchen durchaus nicht nöthig, den Weibchen gegenüber irgendwie begünstigt zu sein.

Zum Schlusse will ich noch erwähnen, dass sich eine Zweitheilung des Auges bei den Insekten durchaus nicht so selten zu finden scheint: Bei Ascalaphus ist sie bekannt. Rambur theilt in seinen »Névroptères« (1842, p. 343) die »Ascalaphidei« ein in solche, deren Augen durch eine Furche getheilt sind, und solche, die diese Eigenthümlichkeit nicht zeigen. Auch Exner erwähnt diese Theilung (1891, p. 128). Eaton scheint sie als allgemein bekannt vorauszusetzen, denn er beschreibt die getheilten Augen der Ephemeriden durchgehend als »ascalophoid« (1888, Bd. II, p. 82). Carrière erwähnt die Augen von Bibio als getheilt. Als ich Ende März ein kleines Dipter mit getheilten Augen fing, sah ich die hiesige Dipterensammlung darauf hin durch und konnte schon nach flüchtigem Suchen bei folgenden Gattungen theils mehr theils minder getheilte Augen konstatiren: Pentethria, Dilophus, Bibio, Spania, Chrysopila, Callomyia.

Überall waren es allein die Männchen, die getheilte Augen haben (nur bei Callomyia kann ich nicht mit Sicherheit angeben, ob nicht vielleicht auch das Weichen solche hat). Ihre Funktion wird also wohl ähnlich sein, wie bei Cloë; eine hellere Pigmentirung des oberen Theiles lässt sich fast überall schon äußerlich leicht erkennen.

Eine Anzahl lebender Fliegen, die ich fing, aber noch nicht bestimmt habe, zeigt ebenfalls gefurchte Augen. Weitere Mittheilungen hierüber behalte ich mir noch vor.

Bei den Formen, welche die weitgehendste Theilung des Auges

zeigen, nämlich den Schizopoden und Cloë, sind die accessorischen Augen Dunkelaugen. Daraus jedoch darf man durchaus nicht schließen, dass ein Leben in der Dunkelheit zum Zustandekommen einer derartigen Erscheinung unbedingt nöthig wäre. Das Gegentheil beweisen die Libellen, Ascalaphus, viele Dipteren, alles Thiere, die im hellsten Sonnenscheine fliegen.

Andererseits zeigen die meisten in der Dunkelheit lebenden Formen ein ganz normal gebildetes Auge, wie z. B. die auf dem Grunde der Tiefsee lebenden Kruster, so weit nicht ihre Augen verkümmert sind (CHUN, 1896, p. 256).

Wir finden eben eine Ungleichmäßigkeit in der Ausbildung des Auges da, aber auch nur da, wo die Lebensbedingungen das Thier auf ein Erkennen von Bewegungen anweisen.

Breslau, im Juni 1897.

Nachtrag.

Nach Drucklegung der Arbeit ist es mir noch gelungen, Palingenia virgo näher zu beobachten. Ich sah sie des Nachmittags und gegen Abend etwa 1/4 Meter hoch über dem Wasser eines ziemlich reißend fließenden Armes der Oder ohne jedes Auf- und Niedertanzen dahinfliegen. Ab und zu schien sich dann ein oder das andere Thier auf das Wasser niederzustürzen. Leider konnte ich nicht so nahe an das Wasser herankommen, dass es mir gelungen wäre, zu konstatiren, ob die fliegenden Thiere Männchen waren, und ob die Weibchen auf dem Wasser dahin schwammen; doch halte ich es für höchst wahrscheinlich, dass die Begattung so vor sich geht, wie sie CORNELIUS von P. longicauda beschreibt. Dass unter dem aus Berlin übermittelten Material sich nur ein Männchen befand, beruht wohl darauf, dass vielleicht seiner Zeit der Sammler des Materials es nur auf Weibchen abgesehen hatte. Unter den Thieren, die ich fing, befanden sich ungefähr eben so viel Männchen wie Weibchen.

TASCHENBERG schreibt über die Häutung der Subimago zur Imago der Ephemeriden (BREHM's Thierleben, 1877, Bd. IX, p. 508): »Mir ist aus meiner Jugendzeit, wo ich dergleichen Dinge mit anderen Augen ansah als heutigen Tages, noch in der Erinnerung, eine solche Häutung in der Luft während des Fluges wahrgenommen zu haben.« Eine solche Häutung in der Luft halte ich bei P. virgo Ol. für ziemlich sicher. In den ersten Abendstunden sah ich unter den fliegen-

den Thieren sehr viele, welche die Subimagohaut noch am Hinterleibe hängen hatten und niemals bemerkte ich ein sitzendes Thier, trotz der ungeheuren Menge, in der P. virgo dieses Jahr wieder auftrat.

Die enormen Augen des Männchens von Baëtis und Chirotonetes entwickeln sich erst während des Puppenstadiums. Die obere Hälfte liegt, wie das Stirnauge von Cloë zunächst noch unter der Haut, um erst bei der Subimago in Funktion zu treten. Ganz ähnlich liegen übrigens auch die Verhältnisse bei den Libellen.

Breslau, den 1. September 1897.

Litteraturangabe.

E. Berger, Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. I. 1878. p. 1 bis 48. Taf. I—V.

J. Carrière, Kurze Mittheilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane. Zool. Anz. IX. 1893. p. 479—481.

C. Chun, Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. Biblioth. zoolog. Heft 19. 1896. p. I—V, 1—260. Taf. I—XX.

G. V. Ciaccio, Sopra la notomia minuta degli occhi della Cloë diptera. Rend. Accad. Sc. Bologna 1880/81. p. 71—81. Referat: Journ. of the R. Micr. Soc. 1882. II. p. 609.

—— Della minuta fabbrica degli occhi de' Ditteri. Mem. della R. Accad. dell. Sc. dell. inst. d. Bologna. T. IV. 1884. p. 605—660. Abbild. p. 45—51. Taf. I—XII.

C. Claus, Der Organismus der Phronimiden. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. II. 1879. p. 59—88. Taf. I—VIII.

Cornelius, Beiträge zur näheren Kenntnis der Palingenia longicauda Oliv. Elberfeld 1848. Referat: Arch. f. Naturgesch. 15. Jahrg. Bd. II. 1849. p. 189—190.

de Geer, Abhandl. zur Geschichte der Insekten. Aus dem Franz. übersetzt von J. A. E. Götze. 1779. Bd. I—VII.

A. E. Eaton, A revisional monograph of recent Ephemeridae or Mayflies. Transact. of the Linn. soc. of Lond. 2. Ser. Vol. III. Zoologie. 1888. p. 1—352. Taf. I—LXV.

S. Exner, Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig u. Wien 1891. p. I—VII, 1—206. Taf. I—VII.

H. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen 1879. p. I—VIII, 1—188. Taf. I—XI.

H. Jakobsen, Die Entwicklung des Imagoauges von Vanessa urticae L. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. VI. 1893. p. 445—480. Taf. XXIII—XXIV.

F. J. Pictet, Histoire naturelle des insectes névroptères. Famille des Éphémérines. Genève 1845. p. 1—X, 1—300. Planches p. 1—19. Pl. I—XLVII.

Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. 1742. Bd. I—XIII.
B. Rosenstadt, Beiträge zur Kenntnis des zusammengesetzten Auges bei den Dekapoden. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XLVII. 1896. p. 748—770. Taf. XXIX u. XXX.
A. Vayssière, Recherches sur l'organisation des larves des Éphémérines. Ann. d. sc. nat. 6. sér. Zool. T. XIII. 1882. p. 1—137. Pl. I—XI.

Erklärung der Abbildungen.

Die Zeichnungen sind mit dem Winkel'schen Zeichenapparate angefertigt. Die Bilder der Schnitte durch den ganzen Kopf sind halb schematisch.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

C, Cornea;
CK, Corneakern;
CZ, Corneazelle;
Cm, Kommissur zum unteren Schlundganglion;
D, Darm;
FZ, Fettzellen;
G, Gehirn;
Go, Ganglion opticum;
HPZ, Hauptpigmentzellen;
K, Krystallkegel;
KK, Krystallkegelkern;
KZ, Krystallkegelzelle;
M, Muskel;
MT, Mundtheil;
NPZ, Nebenpigmentzelle;
NSt, Nebenstäbchen;
P, Pigment;
R, Retinula;
RK, Kerne der Retinulazellen;
RZ, Retinulazelle;
T, Trachee;
uSG, unteres Schlundganglion.

Tafel XII.

Fig. 1—9. Cloë fuscata L.

Fig. 1. Schnitt durch Seiten- und Stirnauge des ♂. *rK*, rudimentäre Kegel; *, Kerntheile der Retinulae, zu denen keine Krystallkegel mehr ausgebildet sind. Winkel III, 3. Vergr. 186.

Fig. 2. Schnitt durch den Kopf des ♂. Vergr. 54.

Fig. 3. Schnitt durch den Kopf des ♀. Vergr. 54.

Fig. 4. Obere Partie der Facettenglieder des Stirnauges. Rechts ein Krystallkegel mit den Nebenpigmentzellen, links einer ohne diese, in der Mitte ein Längsschnitt. Winkel I, 8. Vergr. 530.

Fig. 5. Querschnitt durch die Region der Corneakerne. Winkel III, 8. Vergr. 889.

Fig. 6. Querschnitt durch die Region der Krystallkegelkerne. Winkel III, 8. Vergr. 889.

Fig. 7. Querschnitt durch die Region der Krystallkegel. Winkel III, 8. Vergr. 889.

Fig. 8. Querschnitt durch die Region des Kerntheiles. Winkel III, 8. Vergr. 889.

Fig. 9. Querschnitt durch die Region des Rhabdomtheiles. Winkel III, 8. Vergr. 889.

Fig. 10—13. Cloë pumila Burm.

Fig. 10. Schnitt durch das Stirnauge. *rK*, rudimentäre Kegel; *, Kern-

theile der Retinulae, zu denen kein Krystallkegel mehr ausgebildet ist. Winkel I, 5. Vergr. 288.

Fig. 11. Querschnitt durch die Region des Kerntheiles. Winkel III. 8. Vergr. 889.

Fig. 12. Querschnitt durch die Basis der Retinula. Winkel III. 8. Vergr. 889.

Fig. 13. Querschnitt durch die Region der Retinulakerne am äußersten Rande des Auges, wo keine Krystallkegel mehr ausgebildet sind.

Tafel XIII.

Fig. 14—18. Potamanthus brunneus Pict.

Fig. 14. Schnitt durch Stirn- und Seitenauge des ♂. Leitz, I. 3. Vergr. 111.

Fig. 15. Schnitt durch den Kopf des ♂. Vergr. 54.

Fig. 16. Schnitt durch den Kopf des ♀. Vergr. 54.

Fig. 17. Oberer Theil eines Facettengliedes. Leitz I, 6. Verg. 484.

Fig. 18. Schnitt durch den mittleren Theil eines Facettengliedes. Leitz I, 6. Vergr. 484.

Fig. 19—22. Baëtis cerea Pict.

Fig. 19. Oberer Theil eines Facettengliedes. Die Nebenpigmentzellen sind in der Zeichnung bis auf zwei weggelassen. Leitz I, 6. Vergr. 484.

Fig. 20. Schnitt durch die Region zwischen Cornea und Krystallkegel. Leitz I, 6. Vergr. 484.

Fig. 21. Schnitt durch die Region der Krystallkegel. Leitz I, 6. Vergr. 484.

Fig. 22. Schnitt durch das Auge des ♂. Winkel I, 3. Vergr. 94.

Fig. 23—28. Chirotonetes ignotus Walk.

Fig. 23. Oberer Theil eines Facettengliedes. Leitz I, 6. Vergr. 484.

Fig. 24. Querschnitt durch die Region der Krystallkegelkerne. Leitz I, 6. Vergr. 484.

Fig. 25. Querschnitt durch die Region der Hauptpigmentzellen. Leitz I, 6. Vergr. 484.

Fig. 26. Querschnitt durch die Region des obersten Theiles der Retinula. Leitz I, 6. Vergr. 484.

Fig. 27. Querschnitt durch die Region der Retinulakerne. Leitz I, 6. Vergr. 484.

Fig. 28. Querschnitt durch die Region unter den Retinulakernen. Leitz I, 6. Vergr. 484.

(In Fig. 26—28 sind die Retinulazellen depigmentirt gezeichnet.)

Fig. 29. Schnitt durch das obere Ende der Retinula von Ephemera vulgata L. Leitz I, $^1/_{16}$. Vergr. 1215.

Fig. 30—33. Palingenia virgo Ol.

Fig. 30. Längsschnitt durch ein Facettenglied. Bei * sieht man den siebenten Retinulakern durchschimmern. Leitz I, 6. Vergr. 484.

Fig. 31. Querschnitt durch den obersten Theil eines Facettengliedes. Leitz I, 6. Vergr. 484.

Fig. 32. Querschnitt durch die Region der Retinulakerne. Leitz I, 6. Vergr. 484.

Fig. 33. Querschnitt durch die Region des siebenten Kernes. Leitz I, 6. Vergr. 484.

Fig. 34. Schnitt durch den Kopf von Palingenia virgo Ol. ♂. Vergr. 38.

Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprocessen der Naiden.

Von

Paul Hepke,

prakt. Thierarzt.

(Aus dem zoologischen Institut zu Breslau.)

Mit Tafel XIV und XV.

Die naidomorphen Oligochäten besitzen bekanntlich in hohem Maße die Fähigkeit, Organe und Körpertheile, deren sie verlustig gegangen sind, zu reproduciren, so dass ein Individuum dieser Familie sich immer wieder zu einem vollständigen Thiere ergänzt, sobald es bis zu einem gewissen Grade irgend welcher Körpertheile beraubt wird.

In der freien Natur erleiden die Naiden derartige Verstümmelungen außerordentlich häufig durch diejenigen Thiere, welchen sie zur Nahrung dienen, und bei der Zartheit und Form des Naidenkörpers ist es erklärlich, dass eine solche Verletzung selten als einfaches Trauma ausfällt, sondern meist einer vollständigen Amputation irgend eines Körpertheils gleichkommt, verursacht durch die Beißwerkzeuge des naidenfressenden Thieres. Dass hierbei die Art der Amputationswunde hinsichtlich ihrer Lage und Beziehung zur Längsachse des Thierkörpers die mannigfachsten Verschiedenheiten aufzuweisen vermag, ist ebenfalls denkbar.

Experimentell lassen sich solche Amputationen durch Anlegen von Schnitten am Naidenkörper nachahmen, die in eben so verschiedenen Körperregionen und Richtungen zur Längsachse desselben angebracht werden können, und alsdann ist auch hier unter geeigneten Bedingungen eine vollständige Regeneration der fehlenden Körpertheile die Folge.

I. Litterarisches.

Mit Regenerationsprocessen im Allgemeinen hatte sich im vorigen Jahrhundert bereits TREMBLEY beschäftigt, welcher seine Versuche an Süßwasserhydren machte. Ihm folgten dann bald BONNET (1) und RÉAUMUR (13) mit ihren Experimenten an Regenwürmern und späterhin hauptsächlich O. F. MÜLLER (10), DUGÈS (5), LEUCKART (9) und QUATREFAGES (11).

Unter den Autoren, welche in neuerer Zeit die Regeneration zum Gegenstande ihrer Untersuchungen machten, sind besonders SEMPER (14, 15) und BÜLOW (3, 4) zu nennen.

Ersterer giebt in seinem Werke über die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere (14) an, dass in dem auswachsenden Afterende einer Nais der centrale Theil des Nervensystems (Centralganglion) durch eine ungegliederte Ektodermverdickung entsteht, dass dagegen die beiden seitlichen Ganglien (Spinalganglien) aus den medialen Partien der Mesodermplatten sich entwickeln und erst sekundär mit dem Centralganglion verwachsen.

Bezüglich der Knospung der Naiden gelangt SEMPER in derselben Arbeit zu folgenden Schlüssen:

Die Knospungszone der Naiden, welche sich aus der Rumpfzone des vorderen und der Kopfzone des hinteren Zooids zusammensetzt, entsteht durch Vermehrung und Einwucherung der Epidermiszellen im Bereiche der Seitenfelder.

Das neue Mesoderm der Knospungszone bildet sich durch Wucherung vom Ektoderm her in Form von Platten, welche später in Ursegmente zerfallen.

Das Wachsthum des Darmes in der Knospungszone geschieht durch Auftreten von Zellnestern in der Darmwandung.

In der Rumpfzone decken sich die weiteren Entwicklungsvorgänge, besonders auch die des Nervensystems, genau mit denen im wachsenden Schwanzende. Die Kopfzone dagegen hat keine neurale Ektodermverdickung aufzuweisen; jedoch wächst hier das vorderste centrale Rumpfganglion in diese Zone hinein.

Der Schlundring und zum Theil das obere Schlundganglion entsteht aus dem Kopfkeimstreifen; zur Bildung des dorsalen Theiles des Schlundringes tragen außerdem noch zwei Sinnesplatten bei, welche gesondert aus dem Ektoderm hervorgehen.

Der Schlundkopf entsteht durch Verschmelzung zweier meso-

dermal entstandener »Kiemenganghöhlen« mit dem Darm, der Mund durch Einsenkung des Ektoderms gegen den Schlundkopf hin.

BÜLOW fasst in seinem Werke über die Keimschichten im wachsenden Schwanzende von Lumbriculus (3) seine Resultate in folgenden Sätzen zusammen:

1) Das Mesoderm entsteht durch Einwucherung von Zellen, welche aus der Übergangsstelle von Ektoderm und Entoderm ihren Ursprung nehmen.

2) Das mittlere Keimblatt bildet bald zwei Mesodermkeimstreifen, welche sich früher gliedern als die neurale Ektodermverdickung.

3) Der centrale Theil des Bauchnervensystems, dessgleichen die Spinalganglien entstehen aus einer paarigen Ektodermanlage; es kommen zu dem nervösen Theil des Bauchnervenstranges vom Lumbriculus keine mesodermalen Elemente hinzu, wie SEMPER dies für die Naiden angiebt.

Ferner sagt er: »Die Muskelplatten und die sonstigen muskulösen Elemente sind mesodermalen Ursprungs, dessgleichen Segmentalorgane, Leberzellen und Blutgefäßsystem. — Die Borsten und nervösen Seitenlinien stammen aus dem Ektoderm, ihre Nebenapparate (Muskulatur) aus dem Mesoderm.«

Ein zweites Werk von BÜLOW (4) sowie ein solches von SEMPER (15) behandeln die Frage der Regeneration nach einer ganz anderen Richtung hin als die vorliegende Arbeit; dasselbe gilt hinsichtlich der späteren Abhandlungen von FRAISSE (6), BRAEM (2), GIARD (7) und HESCHELER (8).

Dagegen schließt sich eine Arbeit von RANDOLPH (12) in ihren Resultaten der erstgenannten von BÜLOW (3) im großen Ganzen an. Nur soll nach RANDOLPH das Mesoderm aus großen Peritonealzellen, sogenannten »Neoblasten« (SEMPER's »Chordazellen«) hervorgehen, nicht aber aus der Übergangsstelle von Ektoderm und Entoderm.

Erst nach Abschluss dieser meiner Arbeit erschienen einige andere sich mit dem gleichen Gegenstande beschäftigende Abhandlungen, die hier kurz diskutirt werden mögen.

Zunächst kommt eine Arbeit von RIEVEL über »die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden« (diese Zeitschr. Bd. LXII, 1896, p. 289—339) in Betracht, durch deren Erscheinen ich mich veranlasst sah, die Resultate meiner nachfolgenden Abhandlung in Form einer vorläufigen Mittheilung (Zool. Anzeiger Nr. 250, 1896) zu veröffentlichen.

Die Untersuchungen RIEVEL's führen hinsichtlich der Naiden

zu folgenden, in wesentlichen Punkten von den meinigen abweichenden Resultaten:

Am Hinterende tritt kurze Zeit nach der Durchschneidung des Thieres ein Verschluss sowohl der Körperwand als auch des Mitteldarmes ein, so dass letzterer innerhalb der nunmehr geschlossenen Leibeshöhle als Blindsack endigt. Herbeigeführt wird dieser Verschluss durch »Granulationsgewebe«, welches aus den vorhandenen Mesenchymelementen entsteht und in dem RIEVEL mehrere Arten von Zellen unterscheidet; nur eine dieser Zellenarten kommt konstant an einer bestimmten Stelle vor, die übrigen sind als nicht besonders lokalisirt beschrieben.

Der in seinem Endtheil geschlossene Darm wächst nun weiter nach hinten, gelangt durch das zur Seite tretende Granulationsgewebe bis zum Körperepithel und durchbricht auch dieses, während seine Wandungen mit der Körperwand in Verbindung treten und gleichzeitig diejenigen Zellen, welche seinen Verschluss bewirken, aus einander weichen, so dass nunmehr das Darmlumen mit der Außenwelt kommunicirt. Der Darm wuchert darauf noch eine kurze Strecke weit über das Körperende hinaus, zieht sich aber bald wieder zurück, womit dann die Regeneration des Enddarmes einschließlich des Anus ihr Ende erreicht hat.

Die Wiederherstellung des Vorderdarmes und Mundes findet in ganz analoger Weise statt, nur mit dem Unterschiede, dass sich hier die Regenerationsvorgänge durch die Ausbildung des birnförmigen Pharynx ein wenig kompliciren.

Es entsteht also nach RIEVEL der Vorder- und Enddarm der Naiden bei der Regeneration aus dem Entoderm, und die Neubildung des Mundes und Afters geht durch Verschmelzung des Mitteldarmepithels mit dem Körperepithel von statten, ohne dass sich hierbei eine Einstülpung des letzteren betheiligt.

Hieraus geht hervor, dass sich die Resultate RIEVEL's — Regeneration des neuen Verdauungstractus aus dem Entoderm — und die meinigen — Entstehung desselben aus dem Ektoderm — schroff gegenüber stehen.

Zur Beleuchtung dieser Verhältnisse will ich hier lediglich hervorheben, dass dasjenige neue Gewebe, welches RIEVEL schlechthin als »Granulationsgewebe« bezeichnet, keineswegs nur so einfach aus mehreren durch einander liegenden Zellsorten besteht, sondern dass sich dasselbe aus den in meiner Abhandlung ausführlicher beschriebenen, geradezu typisch auftretenden, knospenartigen Organanlagen

zusammensetzt, die schon sehr früh als solche zu erkennen sind und in dem steten Zusammenhange ihrer Basis mit dem Ektoderm ein untrügliches Kriterium für ihre ektodermale Herkunft besitzen. Diese Anlagen wachsen dann mit ihren freien Enden in der Richtung nach der Amputationsstelle des von ihnen zu regenerirenden Organs hin, bis sie schließlich letzteres erreichen und sich mit ihm verbinden.

Wohl habe auch ich in meiner Abhandlung angegeben, dass der alte Darm an seiner Durchschneidungsstelle einige neue Zellen bildet; allein diese haben anscheinend nur den Zweck, den Darm gegen die Leibeshöhle hin abschließen zu helfen; für die Förderung der Regeneration selbst ist das Auftreten dieser wenigen Zellen nahezu bedeutungslos.

Die nebenher erwähnte Beobachtung RIEVEL's, dass das obere Schlundganglion vom Körperepithel, also vom Ektoderm regenerirt wird, stimmt mit meiner Erfahrung überein; jedoch muss ich der Behauptung, dass das untere Schlundganglion sich durch Theilung derjenigen Zellen ergänzt, welche noch von dem (— wahrscheinlich durchschnittenen —) Ganglion übrig geblieben sind, ganz entschieden widersprechen, und da dieser Punkt von RIEVEL mehr als Nebensache behandelt wird, so kann ich hinsichtlich desselben nur auf die diesbezüglichen Stellen meiner Arbeit verweisen.

Während sich nun aber zwischen RIEVEL's Resultaten und den meinigen fundamentale Unterschiede zeigen, führt eine Arbeit von AUGUSTE MICHEL, »Sur le bourgeon de régénération caudale chez les Annélides« (Labor. d'Evolution. — Sorbonne — Paris, 7. et 14. Décembre 1896), fast zu denselben Ergebnissen wie meine Versuche.

MICHEL sagt am Schluss dieser Arbeit der Hauptsache nach Folgendes: »Die Regenerationsknospe ist ektodermalen Ursprungs, d. h. die Epidermis erzeugt durch Proliferation ein indifferentes Gewebe, welches sich späterhin differenzirt, und zwar entsteht aus den oberflächlichen Zellen das neue Ektoderm und Entoderm, aus Zellen aber, welche in das Innere eingedrungen sind, Muskelbündel, Bindegewebe, Gefäße etc.«

Was die Bildungsweise des Nervenstranges anbelangt, so behauptet MICHEL, dass derselbe bei den Polychäten ektodermal entstehe, bei den Oligochäten dagegen mesodermal; er scheint jedoch hier den Ausdruck »mesodermal« nicht in rein entwicklungsgeschichtlichem Sinne zu gebrauchen, sondern damit nur topographisch (»simple expression topographique sans grande valeur«) die weiter innen befindliche Lage des betreffenden Gewebes andeuten

zu wollen, zumal er dasselbe als eine »innere ventrale Masse« bezeichnet, »welche noch eben so indifferent ist als das neue Ektoderm«.

In dieser Auffassung bestärkt mich andererseits auch noch der Umstand, dass MICHEL bei der Erwähnung derjenigen in das Innere eindringenden Zellmassen, welche Muskelbündel, Bindegewebe, Gefäße, also ausgesprochen mesodermale Gebilde produciren, vom Mesoderm gar nichts verlauten lässt.

Wenn ich daher MICHEL richtig verstehe, so will er mit der »inneren ventralen Masse«, welche bei den Oligochäten den Nervenstrang bildet und die er »mesodermal« nennt, sicherlich nichts Anderes bezeichnen als die ektodermale Neuralanlage, welche das Ektoderm mit der Durchschneidungsstelle des alten Nervenstranges verbindet. Demnach würden sich unsere Resultate dann auch in diesem Punkte decken.

Ferner giebt F. v. WAGNER in einer Mittheilung über die »Regeneration des Vorderdarmes bei Lumbriculus« (Zool. Anzeiger vom 15. März 1897, Bd. XX, Nr. 526, p. 69—70) an, dass hier die zuerst entstehende und als Mund bezeichnete Öffnung an der Berührungsstelle des Ektoderms mit dem regenerirten und an die Oberhaut herangewachsenen entodermalen Darmabschnitt nur provisorische Bedeutung besitzt. Diese Mundöffnung schließt sich nämlich später wieder, und es erfolgt dann eine fortschreitend tiefer greifende, trichterförmige Einsenkung des Ektoderms, wodurch es zur Bildung eines typischen Stomodäums und eines definitiven Mundes kommt, welcher mit der früheren, provisorischen Mundöffnung nichts gemein hat.

Wie aus meinen Befunden hervorgeht, fällt bei den Naiden das Auftreten einer derartigen provisorischen Mundöffnung vollständig weg. Hier persistirt stets die erste Mundöffnung als definitiver Mund, welcher durch trichterförmige Einsenkung des Ektoderms und Zusammenfließen des Lumens derselben mit dem Pharyngeallumen zu Stande kommt.

Die Entwicklungsweise des Mundes der Naiden entspricht also nur derjenigen, welche nach v. WAGNER beim Entstehen des definitiven Mundes von Lumbriculus in die Erscheinung tritt.

II. Präparationsmethode.

Um an den Naiden in bequemer Weise die Amputation vornehmen zu können, legte ich sie auf Objektträger. Dann führte ich

den Schnitt meist quer durch die Mitte des Thierkörpers, brachte hierauf die Objekte in geeignete, kleine Aquarien und präparirte sie in den verschiedenen Stadien der Regeneration behufs Anfertigung von Schnitten für die mikroskopische Untersuchung folgendermaßen:

Zuerst übergoss ich die in Regeneration befindlichen Thiere auf einer größeren Glasplatte mit kochender, koncentrirter Sublimatlösung. Nachdem diese erkaltet war, legte ich die Objekte in ein Uhrschälchen mit destillirtem Wasser von 42° C., worin sie 5 Minuten lang verblieben. Alsdann übertrug ich dieselben in Pikrokarminum Chun (das Recept hierfür ist noch nicht publicirt), welches sich speciell für meine Untersuchungszwecke als ganz vorzügliches Färbemittel erwies. Diese Flüssigkeit wurde nun mit den Präparaten auf 42° C. erwärmt und 8 bis 10 Minuten lang in dieser Temperaturhöhe erhalten.

Darauf wusch ich die Objekte zuerst in kaltem, dann in warmem Wasser von 42° C. aus und brachte sie hinter einander für die Dauer von je 2 Minuten in 40-, 70- und 90procentigen und zuletzt zweimal in absoluten Alkohol von stets 42° C. Nachdem der zuletzt verwendete Alkohol bis zur Zimmertemperatur abgekühlt war, führte ich die Präparate in Terpentinöl über, welches ich langsam auf ca. 40° C. erwärmte.

Die Erwärmung wurde stets im Uhrschälchen vorgenommen und durch öfteres Aufsetzen desselben auf die obere Handfläche kontrollirt. Wird hierbei ein gerade noch warmes, aber nicht stechendes Gefühl erzeugt, so ist die gewünschte Temperatur von annähernd 42° C. erreicht.

Nach der Behandlung mit Terpentinöl bettete ich die Objekte auf die herkömmliche Weise in Paraffin ein, zerlegte sie je nach Bedarf in Sagittal-, Transversal- und Frontalschnitte von durchweg $^1/_{200}$ mm Dicke und verarbeitete sie alsdann zu Dauerpräparaten.

Die Objekte, an welchen ich meine Studien machte, stammten aus Gräben und Tümpeln in der Nähe der Oder bei Breslau; sie gehörten vorwiegend Nais elinguis an, und nur selten fanden andere Nais-Arten (proboscidea und longiseta) Verwendung.

Von meinen Präparaten sind einige im Winter, andere im Sommer hergestellt worden, und da diese sich unter einander ergänzen, so kann ich im Folgenden die einzelnen Stadien der Regeneration nicht als nach numerisch bestimmten Zeiträumen eintretend angeben, zumal durch die bisherigen Forschungen festgestellt ist, dass die Regeneration im Sommer bedeutend schneller von statten geht als

im Winter. Auch einige andere kleine Unterschiede, wie z. B. der, ob die Amputation in der vorderen oder hinteren Körpergegend oder an einem geschlechtsreifen oder im Zustande der Knospung befindlichen Individuum vorgenommen worden ist, haben wohl etwas Einfluss auf die Gesammtdauer des Regenerationsprocesses, keineswegs aber auf die Reihenfolge sowie die Art und Weise des Verlaufs der histo- und organogenetischen Vorgänge. Ich lasse daher diese Unterschiede, sofern sie sich lediglich auf die Dauer des ganzen Regenerationsprocesses oder seiner einzelnen Phasen beziehen, vollkommen unberücksichtigt.

III. Eigene Beobachtungen.

A. Verschluss der Wundränder.

Sobald einer Nais ein Theil ihres Körpers amputirt worden ist, ganz gleich ob Kopf- oder Schwanzende, geht Folgendes vor sich:

Zunächst findet eine heftige Kontraktion der Cirkularmuskelfasern statt, welche in der Nähe der Durchschneidungsstelle gelegen sind. In Folge dessen werden die Wundränder der Körperwand, die in ihrer Gesammtheit ungefähr einem Kreise entsprechen, einander so sehr genähert, dass die Leibeshöhle des Thieres gegen das umgebende Medium hin vollständig abgeschlossen erscheint. Einige Zellen der Epidermis, welche durch den Schnitt etwas gelockert worden waren, dem Wundrande ein zerfetztes Aussehen verleihen und auch dem sofortigen festen Verschluss der Wunde hinderlich sind, werden bald abgestoßen, so dass von denselben schon nach wenigen Stunden nichts mehr zu sehen ist und das betreffende Körperende dann eine mehr oder weniger glatte Außenfläche besitzt (Fig. 1 und 2).

Gleichzeitig mit dem schnellen Verschluss dieser Wundränder findet auch eine Kontraktion des Darmes statt, welche zur Folge hat, dass das Lumen desselben durch Zusammentreten seiner Wundränder, die auch hier einen Kreis repräsentiren, außer Kommunikation mit der Leibeshöhle tritt (Fig. 1).

Mit der Kontraktion des Darmes ist aber auch eine Retraktion desselben verbunden, welche bewirkt, dass sein Ende etwas centralwärts zurücktritt. In Folge dessen erscheint nun das Ende des nicht kontraktilen Nervenstranges dem Körperende etwas näher gelegen als das des Darmes (Fig. 2), und es ist dadurch außerdem zwischen der Durchschneidungsstelle der Körperwand einerseits und der des

Darmes andererseits ein freier Raum geschaffen, welcher nunmehr der Leibeshöhle angehört, an dessen Stelle sich aber früher das Darmrohr befand (Fig. 1 und 2).

Ich verfehle nicht, bei dieser Gelegenheit darauf aufmerksam zu machen, dass RANDOLPH (12) für Lumbriculus hinsichtlich des Verhaltens der Wundränder bei der Theilung des Wurmes angiebt: »The outer wall is curved inward, and the wall of the intestine outward, so as to almost or quite shut in the coelomic cavity of the end somite.« Wir sehen also, dass dort sowohl als auch hier die Leibeshöhle des Thieres nach der Durchtrennung schnell gegen die Außenwelt hin abgeschlossen wird, nur mit dem Unterschiede, dass bei der Theilung von Lumbriculus nach RANDOLPH der Wundrand des Darmrohres mit dem der Epidermis verwächst, in Folge dessen die Kommunikation der Darmhöhle mit der Außenwelt erst gar nicht unterbrochen wird, während bei der künstlichen Zertheilung der Naiden die Wundränder der Epidermis und die des Darmes je für sich allein vernarben, so dass hier das Darmlumen nach der Schnittstelle hin von dem umgebenden Medium abgeschlossen ist.

B. Initialstadium des Regenerationsprocesses.

Hat nun der Naidenkörper auf die Amputation in der oben angegebenen Weise reagirt, so setzen auch bald die regenerativen Vorgänge ein.

Dieselben beginnen sowohl am Kopf- als auch am Schwanzende damit, dass an der Stelle, an welcher sich die Wundränder der Epidermis vereinigt hatten, eine lebhafte Neubildung von Zellen zwischen den alten Epidermiszellen stattfindet. Diese Zellen dokumentiren sich als neu entstanden dadurch, dass ihre Kerne dichter gedrängt stehen und auch stärker gefärbt sind als die der übrigen Epidermiszellen, denen sie in ihrem sonstigen Aussehen ziemlich gleichen. Dieser neue Zellhaufen ist zuerst einschichtig und besitzt die Form einer schwach gewölbten Platte, welche mit ihrer konkaven Innenfläche den freien Raum der Peritonealhöhle im Verein mit den anderen dazugehörigen Gewebsarten umgrenzt und von der aus sehr früh einzelne Zellen in das Innere der Leibeshöhle zu wandern beginnen (Fig. 3).

Kaum aber hat diese ektodermale Zellplatte eine gewisse Größe und Wölbung erreicht, so dass sie nunmehr als »Ektodermkappe« bezeichnet werden kann, so beginnt sie auch schon in die Dicke zu wachsen, und außerdem vergrößert sich die Menge der von ihr aus

in die Leibeshöhle einwandernden Zellen. Diese letzteren verrathen vorläufig noch nicht die Tendenz, irgend eine bestimmte Richtung einzuschlagen. Der Beweis für den ektodermalen Ursprung dieser Zellen dürfte nach meiner Ansicht dadurch erbracht sein, dass sie vom Ektoderm durch keinen Kontour getrennt sind, sondern noch theilweise zwischen den Ektodermzellen stecken; dass dieselben aber neu entstanden sind, zeigt die Häufung und etwas intensivere Färbung ihrer Kerne (Fig. 4).

Die Anfangsstadien der Regeneration entsprechen also hier in so fern denjenigen, welche SEMPER (14) für die Knospung der Naiden angiebt, als das neue Gewebe ebenfalls durch Wucherung der Epidermis entsteht. Nur findet dort die Einwanderung der neuen Zellen von den Seitenfeldern her statt, während hier die Epidermis erst eine kappenartige, ektodermale Matrix bildet, von der aus die Zellen in die Leibeshöhle eintreten.

C. Weiterer Verlauf der Regeneration.

a) Entwicklung des Neural- und Intestinalapparates.

Sowie sich nun aber die Zahl jener vom Ektoderm her einwandernden Zellen vergrößert, macht sich auch alsbald der erste Unterschied in den Regenerationsvorgängen zwischen Kopf- und Schwanzende bemerkbar, welcher darin besteht, dass die Zellen nicht weiterhin planlos in die Leibeshöhle hineinwandern, sondern an einigen Stellen stärker wuchern und dadurch mehrere Zellgruppen bilden, deren distaler Theil noch mit der Innenfläche der Ektodermkappe in Verbindung steht.

α. Kopfende.

Am Kopfende kann man nun vier solche Zellgruppen unterscheiden. Die eine derselben, welche alle anderen zumeist an Größe übertrifft, liegt etwas ventralwärts von der Längsachse des Thierkörpers, jedoch genau in dessen Sagittalebene (Fig. 5*i* u. 6*i*; die beiden Bilder müssen hier kompensatorisch wirken, da diese längliche Zellgruppe zufällig eine seitliche Biegung beschreibt, so dass sie durch einen Sagittalschnitt nicht im Zusammenhange dargestellt werden konnte). Die zweite Zellgruppe, welche etwas kleiner ist als die vorige, befindet sich ebenfalls in der Sagittalebene, aber ventralwärts von der erstgenannten und dicht am Rande der neugebildeten Ektodermkappe dort, wo dieselbe an das alte Gewebe grenzt (Fig. 5*n*). Die beiden letzten Zellgruppen sind meist am kleinsten, aber unter einander von

gleicher Größe; sie befinden sich zu beiden Seiten der Sagittalebene des Thieres und etwas dorsalwärts von dessen mittlerer Frontalebene, gleichfalls nahe am Rande der Ektodermkappe (Fig. 5 *c* zeigt die größte Durchschnittsfläche des einen dieser beiden Zellhaufen).

Bei weiterer Beobachtung merkt man ferner, dass sowohl die Zellgruppen in ihrer Gesammtheit als auch jedes der sie bildenden Elemente das Bestreben haben, eine ganz bestimmte Richtung einzuschlagen, und zwar zeigt die erstgenannte, größte Zellgruppe die Tendenz, dem geschlossenen Ende des Darmes entgegen zu wachsen (Fig. 5 *i* u. 6 *i*), während der ventral liegende, kleinere Zellhaufen der Durchschneidungsstelle des Bauchnervenstranges zustrebt (Fig. 5 *n*); die beiden kleinen, dorsolateral liegenden Zellgruppen lassen auf Kontrollquerschnitten erkennen, dass ihre Elemente sich beiderseits bemühen, einander entgegen zu wachsen.

Da sich nun im weiteren Verlauf dieser Processe ergiebt, dass die größte Zellgruppe den Kopftheil des Darmes, die ventrale aber das Bauchnervensystem regenerirt und die beiden kleinen, dorsolateral gelegenen Zellhaufen das Gehirnganglion wieder herstellen, so werde ich im Interesse einfacherer Ausdrucksweise diese Gebilde entsprechend obiger Reihenfolge kurz als »Intestinal«-, »Neural«- und »Cerebralanlagen« bezeichnen.

Mit der fortschreitenden Entwicklung dieser Anlagen sind nun aber auch schon anderweitige regenerative Veränderungen vor sich gegangen.

Zunächst ist es der Darm, welcher an seinem geschlossenen Ende einige neue Zellen gebildet hat, die durch stärkere Färbung und das dichte Zusammenstehen ihrer Kerne sich als neu entstanden erweisen; ihre Eigenschaft als Produkte der alten Darmzellen ist daran wahrzunehmen, dass sie von diesen letzteren durch keine Grenze getrennt, sondern mit ihnen innig verbunden und — abgesehen von der geringeren Größe — denselben auch ähnlich sind (Fig. 6 *id*).

Bei den Entwicklungsvorgängen in der Kopfzone der Naiden hat Semper (14) ebenfalls eine Neubildung von Seiten des alten Darmes konstatirt, welche aber dort im Auftreten einzelner »Zellnester« innerhalb der Darmwand besteht, die sich in der ganzen Länge des Darmes der Kopfzone zeigen. Hier dagegen ist nur ein einziger neuer Zellhaufen an der Amputationsstelle des Darmes zu sehen, und ich konnte bei meinen Untersuchungen »Zellnester« im Sinne Semper's weder an dem vorliegenden noch an anderen Präparaten entdecken.

Ferner hat in der Umgebung der Intestinalanlage dort, wo dieselbe aus dem Ektoderm hervorsprießt, mittlerweile eine Einwanderung einzelner Zellen stattgefunden, welche sich scheinbar ohne bestimmtes Ziel in den freien Raum der Leibeshöhle abseits von der Wachsthumsrichtung der Organanlagen begeben. Dem Aussehen nach unterscheiden sich diese Zellen von denen, welche in ihrer Gesammtheit die Anlagen repräsentiren, vorläufig nicht (Fig. 5 *m*).

Auch an den Blutgefäßen ist in so fern eine Veränderung eingetreten, als in den durch das Wachsthum des Ektoderms vergrößerten Theil der Leibeshöhle einige Gefäßschlingen hineingewachsen sind; ob dieselben aber nur durch Proliferation der alten Zellen, aus denen sich die Blutgefäße zusammensetzen, entstanden sind oder ob auch bereits neu eingewanderte Zellen zu ihrer Entstehung beigetragen haben, kann ich mit Bestimmtheit nicht angeben (Fig. 4 *v* zeigt den schrägen Durchschnitt eines Blutgefäßes).

Im weiteren Verlaufe der Regenerationsprocesse erreicht nun die ektodermale Neuralanlage die Schnittstelle des alten Bauchnervenstranges und tritt mit demselben dort in feste Verbindung (Fig. 7 *nvs* u. 8 *nvs*). Bald darauf gelangt aber auch die nunmehr zu einem soliden Strange ausgewachsene Intestinalanlage an die Amputationsstelle des alten Darmes, wo sich einige neue Zellen gebildet hatten, und verbindet sich dort mit demselben (Fig. 7 *dvs* u. 8 *dvs*; auch diese beiden Zeichnungen müssen hier einander ergänzen, da die Intestinalanlage durch das starke Wuchern der Blutgefäße Biegungen erlitten hat). Die Entwicklung der Cerebralanlage ist an diesem Präparat noch verhältnismäßig wenig fortgeschritten; da ich aber in demselben Stadium an Schnitten von anderen Objekten die Cerebralanlagen schon besser ausgebildet fand, so glaube ich annehmen zu dürfen, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit dieser Anlagen individuellen Schwankungen unterworfen ist.

Nach Semper (14) kommt es bei dem Knospungsprocess am Kopfende der Naiden weder zur Bildung einer neuralen Ektodermverdickung noch zu der einer solchen Intestinalanlage, wie ich sie soeben beschrieben habe.

Der Umstand, dass zuerst der Nervenstrang und dann der Darm mit den entsprechenden Anlagen in Verbindung tritt, lässt sich bei Voraussetzung gleich schnellen Wachsthums der letzteren dadurch erklären, dass die Neuralanlage beim Wachsen keine so weite Strecke zurückzulegen hat, um die Durchschneidungsstelle des Bauchstranges zu erreichen, als die Intestinalanlage, um das Darmende zu gewinnen,

weil der Darm vermöge seiner Kontraktionsfähigkeit sich, wie früher erwähnt, nach der Amputation etwas centralwärts zurückgezogen hatte, was beim Bauchstrang nicht der Fall sein konnte, da diesem kontraktile Elemente abgehen. Die Zellen, welche der Darm an seiner Schnittstelle selbst producirt, kommen hier hinsichtlich der Begünstigung des schnelleren Verwachsens zwischen Darm und Intestinalanlage, wegen ihrer so geringen Anzahl, fast gar nicht in Betracht.

Eine Thatsache ist bei dem Regenerationsvorgange bezüglich des Verhaltens zwischen dem alten Darm und dem Bauchstrange an ihren Amputationsstellen entschieden auffallend. Während nämlich, wie bereits bemerkt, der Darm seinerseits doch wenigstens einige neue Zellen bildet, um die Reproduktionsprocesse gewissermaßen zu unterstützen, so habe ich an der Durchschneidungsstelle des Bauchstranges niemals auch nur eine einzige von ihm neugebildete Zelle entdecken können, sondern stets gefunden, dass sich das Bauchnervensystem immer nur aus denjenigen Zellen regenerirt, welche ihm von der bauchständigen Neuralanlage geliefert werden.

Im Gegensatze hierzu hat SEMPER (14) festgestellt, dass bei der Knospung der Naiden das vorderste centrale Rumpfganglion in die neugebildete Kopfzone hineinwächst.

Ein weiteres Stadium der Entwicklung zeigt nun, dass sich die Ektodermkappe immer mehr vergrößert und zwar in der Art, dass hier am Kopfende bei der Partie, welche sich dorsalwärts von der Intestinalanlage befindet, das Wachsthum am stärksten ist. Gleichzeitig wächst aber auch die strangförmige Intestinalanlage etwas in die Dicke, und die neurale Ektodermverdickung beginnt sich von den äußersten Schichten des Ektoderms abzuschnüren (Fig. 9 u. 10). An dem Präparat, welchem die Figur 9 entnommen ist, kann man nun konstatiren, dass die vorderen Partien der Neuralanlage sich bereits abgeschnürt haben, während die hinteren bis zur Amputationsstelle des alten Bauchstranges mit dem Ektoderm noch fest verbunden sind. Der Abschnürungsprocess der Neuralanlage muss demnach am Kopfende von vorn nach hinten verlaufen.

Dieses Verhalten dürfte aber zunächst aus folgendem Grunde befremden: die bisherigen Untersuchungen haben ergeben, dass der alte Bauchnervenstrang im Verlaufe der Regeneration an seiner Durchschneidungsstelle keine neuen Zellen bildet, sondern dass alle diejenigen Zellen, welche zum Wiederaufbau des Bauchnervensystems erforderlich sind, durch die Neuralanlage vom Ektoderm geliefert werden. Unter diesen Zellen sind diejenigen zweifelsohne die ältesten,

welche von der neuralen Ektodermverdickung aus direkt mit der Schnittstelle des alten Bauchstranges in Verbindung treten. Da man nun doch wohl annehmen sollte, dass der Abschnürungsprocess, wie am Schwanzende, bei den ältesten Zellen des regenerativen Gewebes beginnt und in der Richtung nach den jüngeren zu fortschreitet, so müsste dieser Process am Kopfende successive von hinten nach vorn verlaufen.

Es ist nun aber festgestellt worden, dass die Naiden bei der Regeneration am Kopfende immer nur fünf neue Segmente bilden, von denen bloß vier mit Bauchganglien versorgt werden. Ferner hat SEMPER nachgewiesen, dass im wachsenden Schwanzende der Naiden diejenigen Partien der neuralen Ektodermverdickung, welche an der Stelle liegen, wo die Abschnürung eben gerade begonnen hat, keine neuen Zellen mehr bilden und dass außerdem die spätere, während des Wachsthums der dazugehörigen Segmente erfolgende Verlängerung dieser Anlage des Bauchstranges lediglich durch Dehnung, mit welcher gleichzeitig eine Verdünnung dieses ursprünglich so dicken Stranges verbunden ist, nicht aber etwa durch weitere Neubildung von Zellen bewirkt wird.

Betrachtet man von diesem Gesichtspunkte aus in dem hier in Frage kommenden Regenerationsstadium die neurale Ektodermverdickung am vorliegenden Präparat (Fig. 9 *n* u. 10 *n*) hinsichtlich ihrer Dicke und berücksichtigt man gleichfalls, dass dieser verhältnismäßig stark entwickelte Zellhaufen späterhin nur vier Segmente mit nervösen Elementen zu versehen hat, so wird man zu der Überzeugung gedrängt, dass hier der Bildungsprocess von Neuralzellen aus dem Ektoderm bereits seinen Abschluss gefunden haben muss, und damit ist auch der Grund, wesshalb hier die Abschnürung von den älteren Zellen nach den jüngeren zu vor sich gehen müsste, — wie dies im wachsenden Schwanzende der Fall ist, wo die Neubildung von neuralen Zellen aus dem Ektoderm bekanntlich nie zum Abschluss kommt — vollständig hinfällig geworden, und es wird daher nicht mehr befremden, dass hier der Abschnürungsprocess der Neuralanlage an einer beliebigen Stelle, in diesem Falle also bei den jüngeren Zellen beginnt und nach den älteren, d. h. nach hinten zu fortschreitet.

In Betreff der Cerebralanlage lässt Fig. 10 erkennen, dass die Elemente derselben sich fester an einander geschmiegt haben, wodurch sie jetzt als ein birnförmiger Körper erscheint, dessen Stielende nach unten und vorn gerichtet ist. Auf Kontrollquerschnitten sieht man

in dieser Entwicklungsstufe, dass die Stielenden der beiden Cerebralanlagen direkt in das stark verdickte Ektoderm übergehen.

Das nächste Stadium der Regeneration kann man am besten an Querschnitten studiren. Hier zeigt es sich, dass von den Stielenden der Cerebralanlagen aus nach hinten zu kontinuirlich ventralwärts Zellen von der Innenfläche der Ektodermkappe in die Leibeshöhle hineinragen (Fig. 11 *com*). Diese Zellen repräsentiren in ihrer Gesammtheit zwei Wülste, welche von oben und vorn nach unten und hinten verlaufen, von denen aber auf der Zeichnung in Folge etwas schräger Schnittführung nur linkerseits eine solche zu sehen ist; dieselben treten nach der ventralen Richtung hin einander immer näher, indem ihre unteren Partien durch eine im Querschnitt halbmondförmige Platte (Fig. 12^1 *mp*) vom Ektoderm abgedrängt werden, bis sie schließlich nur noch durch einen ungefähr dreieckigen Zellhaufen von einander getrennt sind (Fig. 12^1 *i*). Die Zellen jenes unregelmäßigen, dreieckigen Haufens gehen ohne Grenze in die des Ektoderms über, und es steht außer allem Zweifel, dass wir es hier mit der Basis der Intestinalanlage zu thun haben, welche in Folge stärkeren Wachsens des dorsalen Theils der Ektodermkappe schon so weit nach unten gerückt ist. Ein anderer Schnitt, welcher die Region dicht hinter der Basis der Intestinalanlage getroffen hat, zeigt, dass diese beiden oben erwähnten, dorsoventral von vorn nach hinten verlaufenden Zellwülste direkt in eine median gelegene, ziemlich starke Ektodermverdickung übergehen, welche sich in diesem Stadium von den äußeren Zellschichten des Ektoderms bereits in ihrer ganzen Länge abgeschnürt hat, wie die weiteren Schnitte dieser Serie, von denen ich hier keine Zeichnung geliefert habe, deutlich ergeben (Fig. 13). Dass diese letztgenannte Ektodermverdickung (Fig. 13 *n*) nichts Anderes ist als die ursprüngliche Neuralanlage, leuchtet ein. Über ihr liegt die nach oben und hinten gebogene, einen längeren, soliden Strang repräsentirende, quer durchschnittene Intestinalanlage, deren Zellen sich bereits radiär zu ihrer Längsachse gestellt haben (Fig. 13*i*). Die beiden erstgenannten Zellwülste, welche also von der Cerebralanlage jeder Seite schräg nach unten und hinten verlaufen, in den oberen, vorderen Partien noch mit ihrer ektodermalen Matrix im Zusammenhange stehen, weiter unten in die Neuralanlage übergehen und dadurch die letztere jederseits mit der entsprechenden Cerebralanlage verbinden, bilden die Anlagen der Schlundkommissuren (Fig. 11, 12^1 u. 13 *com*).

Im Inneren der beiden Cerebralanlagen sowohl als auch im

dorsalen Theile der Neuralanlage und selbst schon in den Kommissuranlagen zeigt sich auf dieser Entwicklungsstufe eine schwach gefärbte Substanz, welche nicht aus zelligem Material besteht (Fig. 13 *nf*).

Bei weiterem Fortschreiten der Regenerationsprocesse tritt diese schwach gefärbte, zellenlose Substanz auf Sagittalschnitten noch besser hervor; sie ist hier vom Gehirnganglion bis an die Durchschneidungsstelle des Bauchstranges ohne Unterbrechung nachzuweisen (Fig. 14 u. 15 *nf*; sind zu kompensiren!) und zwar liegt sie in dem letzteren dorsal, im Gehirn aber fast central und ist in den Kommissuren nur von wenigen Zellen bedeckt. Diese Substanz erweist sich nunmehr als der neu entstandene Nervenfaserstrang.

Da ich denselben an allen Präparaten regenerirender Kopfenden, welche mir zu Gesicht kamen, stets, sobald an der Anlage des nervösen Apparates von diesem Faserstrang überhaupt etwas zu sehen war, vom Gehirn bis zur Schnittstelle des alten Bauchstranges hin verfolgen konnte, ohne dass ich innerhalb der Neuralanlage von irgend einer Stelle an eine Verdickung oder Verdünnung desselben bemerkt hatte (die Fig. 15, welche dieser letzten Behauptung scheinbar widerspricht, darf nicht Zweifel erregen, da der Schnitt durch das betreffende Präparat nicht genau sagittal, sondern etwas schräg gerichtet ist), so nehme ich an, dass die Bildung des neuen Nervenfaserstranges im großen Ganzen ziemlich gleichzeitig von statten geht, und da dieser Vorgang erst einsetzt, nachdem sich die Neuralanlage vom Ektoderm abgeschnürt hat, so ist auch kein Grund vorhanden, aus welchem hier als in einem abgeschlossenen Ganzen die Nervenfaserbildung nicht überall gleichzeitig stattfinden sollte.

Bald nach diesen Vorgängen zeigt sich auf Sagittalschnitten in der Anlage des Kopfdarmes von der Stelle an, wo dieselbe mit dem alten Darm verwachsen ist, bis zu der Gegend, in welcher die Kommissuren um die Darmanlage herumtreten, ein schmaler Spalt (Fig. 16 *l*), der innerhalb der letzteren so gelegen ist, dass sich ventral von ihm eine nur zweischichtige Zellenlage befindet, während das Gros der Zellen dorsalwärts liegt. Das Auftreten dieses Spaltes bedeutet den Anfang der Lumenbildung in der Intestinalanlage.

Im Anschluss hieran entsteht auch bald dort, wo der Intestinalstrang in das Ektoderm übergeht, an der Außenseite des letzteren eine Einbuchtung, welche schließlich so tief wird, dass sie in den Spalt der Intestinalanlage einmündet und dadurch die Verbindung zwischen der alten Darmhöhle und dem umgebenden Medium herstellt. Diese so weit gediehene Anlage des Intestinalapparates bildet

sich durch Auftreten von Längsfalten, Muskelfasern und Flimmerhaaren zum Pharynx aus, und nun braucht das Nervensystem und der Verdauungstractus nur noch eine gewisse Länge zu erreichen, um als vollständig regenerirt gelten zu können.

Die Entstehungsweise des Sehnerven einschließlich der »Augen«, sowie die Verbindung der »Seitenlinien« mit dem Gehirnganglion habe ich nicht verfolgt.

Wie ich im litterarischen Theil dieser Arbeit angab, entsteht nach Semper (14) bei der Knospung der Naiden der Schlundring und das obere Schlundganglion aus dem »Keimstreifen«, also offenbar aus einer Ektodermverdickung; außerdem aber sollen sich an der Bildung des dorsalen Theils des Schlundringes auch noch zwei »Sinnesplatten« betheiligen, welche gesondert aus dem Ektoderm entstehen. — Dass Gehirnganglion und Schlundkommissuren aus ektodermalen Anlagen hervorgehen, glaube ich für meine Versuche nachgewiesen zu haben; es ist mir aber nicht gelungen, zu konstatiren, dass sich an dem Aufbau des dorsalen Theils des Schlundringes, also des Gehirnganglions, noch zwei »Sinnesplatten«, wie sie Semper beschreibt, betheiligen.

Auch die weitere Ausbildung des Schlundes scheint nach meinen Resultaten bei dieser Art der Regeneration eine einfachere zu sein als sie Semper (14) für die Knospung der Naiden festgestellt hat. Dort entsteht die Pharyngealhöhle durch Vereinigung zweier Kiemenganghöhlen mit dem ursprünglichen Darmlumen. Einen derartig komplicirten Vorgang habe ich hier nicht entdecken können, sondern nur gefunden, dass die Zellen der Intestinalanlage durch Auseinanderweichen und weiterhin durch einfache Faltenbildung dem Schlundkopf seine definitive Form verleihen.

β. Schwanzende.

Durch die genaue Beschreibung der Regenerationsprocesse des Neural- und Intestinalapparates am Kopfende ist aber auch der Verlauf derselben für das Schwanzende im Allgemeinen angegeben. Nur existiren hier einige geringfügige Abweichungen, welche ich im Folgenden besonders hervorheben will, die sich aber eigentlich von selbst verstehen.

Bald nach dem Beginn der Einwanderung ektodermaler Zellen von der Innenfläche der Ektodermkappe her kommt es nämlich auch am Schwanzende zur Bildung von Zellgruppen, deren hier aber nur zwei vorhanden sind. Die größere dieser beiden Gruppen liegt genau

in der Längsachse des Thierkörpers und entspricht der erstgenannten Zellgruppe am Kopfende; die zweite, kleinere Gruppe liegt ventral von jener, dicht am Rande der Ektodermkappe und bildet das Analogon des zweitgrößten Zellhaufens am Kopfe.

Die dorsal liegende Zellgruppe wächst nun der Amputationsstelle des alten Darmes entgegen und erweist sich dadurch als die hintere Intestinalanlage, während die ventrale Gruppe der Durchschneidungsstelle des alten Nervenstranges entgegenwuchert und daher als hintere Neuralanlage anzusprechen ist. Fig. 5 und 6 veranschaulichen diese Vorgänge, nur muss man dort die Cerebralanlage ignoriren und die Intestinalanlage sich etwas höher gelegen denken.

Auch am Schwanzende bildet der alte Darm von seiner Schnittstelle aus einige neue Zellen; ferner wandern abseits von der Intestinalanlage einzelne Zellen in die Leibeshöhle, und eben so treten auch hier bereits Blutgefäße in dem neuen Theile auf.

Ganz erheblich früher als am Kopfende erreicht hier aber die Intestinalanlage den alten Darm, und ziemlich zu gleicher Zeit die Neuralanlage den alten Nervenstrang (vgl. Fig. 7 u. 8). Unterdessen wächst die neue Ektodermkappe immer mehr, aber im Gegensatze zum Kopfende an allen Seiten ziemlich gleichmäßig, so dass eine Verschiebung der Basis der Intestinalanlage in ventraler Richtung hier nicht stattfindet.

Nach sehr kurzer Zeit bekommt nun diese hintere Intestinalanlage in derselben Weise wie die des Kopfendes ein Lumen, welches mit dem des alten Darmes in Verbindung tritt. Gleichzeitig bildet sich auch an der äußeren Fläche der Ektodermkappe dort, wo nach innen zu die Basis des Intestinalstranges liegt, eine kleine Einbuchtung, welche immer tiefer wird, bis sie schließlich nach Perforation der betreffenden letzten Zellschicht als fertige Analöffnung die Kommunikation zwischen Darmhöhle und Außenwelt vermittelt (Fig. 17[1] *a*).

In demselben Maße wie die Ektodermkappe wächst aber auch die Neuralanlage in die Länge, und es beginnt an letzterer alsbald der Abschnürungsprocess, welcher hier von vorn nach hinten vor sich geht, aber in Folge fortwährender Neubildung von Segmentanlagen nie aufhört, sondern kontinuirlich stattfindet (Fig. 17[1] u. 17[2]).

Weiterhin tritt auch in dem dorsalen Theile der neuralen Ektodermverdickung eine weniger stark gefärbte, nicht aus Zellen bestehende Masse auf, die ohne deutliche Grenze an der Durchschneidungsstelle der Nervenfasern des alten Bauchstranges beginnt, nach hinten zu

aber immer dünner wird, um schließlich in der Gegend, wo die Neuralanlage noch mit dem Ektoderm in Verbindung steht, ganz zu verschwinden. Dieses Gebilde stellt den neuen Nervenfaserstrang dar (Fig. 17 [1] und 17 [2] *nf*).

Auf dieser Stufe der Regeneration sind nunmehr im Hinterende dieselben Bedingungen für das weitere Fortwachsen desselben gegeben, wie im normalen wachsenden Schwanzende, und alle folgenden Processe verlaufen von jetzt ab hier thatsächlich auch eben so wie dort.

Ich kann es an dieser Stelle nicht unterlassen, auf die Erörterung der Frage näher einzugehen, ob sich der gesammte Bauchnervenstrang wirklich bloß aus dem Ektoderm entwickelt (Bülow, Randolph), oder ob nur die »Centralganglien« aus letzterem, die »Spinalganglien« dagegen aus den medial gelegenen Partien der Mesodermplatten entstehen (Semper).

Bei der Abhandlung über die Regeneration des Kopfendes habe ich diesen Punkt absichtlich nicht berührt, da ich kein Präparat erzielen konnte, welches diese Verhältnisse klar vor Augen führt; dies ist dadurch zu erklären, dass in den vier Kopfsegmenten die Entwicklungsvorgänge des Bauchstranges nicht hinter einander, sondern, wie ich mich überzeugen konnte, in Bezug auf die Segmentirung ziemlich gleichzeitig verlaufen, was ja auch mit der Bildungsweise des Nervenfaserstranges vollkommen im Einklange steht.

Anders sind die Verhältnisse am Schwanzende. Hier kann man an Querschnittserien in progressiver Reihenfolge von hinten nach vorn die einzelnen Entwicklungsphasen des Bauchnervensystems studiren, und ich will im Folgenden versuchen, die Entstehung des gesammten Bauchnervensystems aus dem Ektoderm durch Querschnittserien eines regenerirten Schwanzendes nachzuweisen.

An einer solchen Serie, deren Schnitte von hinten nach vorn angelegt sind, erscheinen die beiden Mesodermplatten, welche sich hier eben so wie im normalen wachsenden Schwanzende vorfinden, durch einen ganz scharfen, an keiner Stelle unterbrochenen Kontour bis zum 15. Schnitt vom Ektoderm getrennt.

Am 16. Schnitt (Fig. 18) sieht man nun im Bilde rechts diese scharfe Grenze an einer Stelle unterbrochen, und dort ganz deutlich eine Zelle über das Niveau derselben nach der Mesodermplatte zu hervorragen (Fig. 18 [1] u. 18 [2]; letztere Figur stellt diesen Vorgang erheblich vergrößert dar).

Der 17. Schnitt (Fig. 19) zeigt wieder deutlich jenen scharfen Kontour zwischen Ektoderm und Mesoderm.

Der 18., hier nicht abgebildete Schnitt lässt etwas undeutlich auf beiden Seiten unterhalb der Mesodermplatten das Einwandern von Ektodermzellen über die scharfe Grenze hinaus erkennen.

Schnitt 19, welcher bildlich ebenfalls nicht wiedergegeben ist, zeigt hinsichtlich der scharfen Linie zwischen Ektoderm und Mesoderm wiederum dasselbe Bild wie Schnitt 17 (Fig. 19).

Am 20. Schnitt (Fig. 20[1]) sieht man zu beiden Seiten der Medianlinie von der neuralen Ektodermverdickung aus ganz deutlich Zellen, welche die ekto-mesodermale Grenze durchbrochen haben, in das Innere der Leibeshöhle eintreten. Fig. 20[2] veranschaulicht diesen Vorgang der rechten Seite stark vergrößert.

Der 21. Schnitt ist nun der letzte dieser Serie, in welchem zwischen Ektoderm und Mesoderm ein Kontour auftritt, der an keiner Stelle eine Unterbrechung erleidet. Alle weiteren Schnitte stellen die beiden Seitentheile der Neuralanlage immer stärker entwickelt dar, bis schließlich der 27. Schnitt ein Bild vor Augen führt, wie es Fig. 21 wiedergiebt.

Die Deutung dieser Zeichnungen dürfte nicht schwierig sein:

Fig. 18 zeigt die Stelle, wo gerade eine Zelle der Neuralanlage im Begriff ist, durch Hervorwuchern über das Niveau ihres centralen Theiles die Anlage des hintersten, jüngsten, rechtsseitigen Spinalganglions zu bilden.

Fig. 19 hat in Folge eines glücklichen Zufalls gerade den interganglionären Raum zwischen diesem letzten und dem vorletzten Spinalganglion in seiner ganzen Ausdehnung getroffen.

Der hier nicht abgebildete 18. Schnitt trifft wieder die Anlage eines Spinalganglienpaares und Schnitt 19 alsdann den Zwischenraum zwischen diesem Ganglienpaare und dem drittletzten.

Fig. 20 lässt nun deutlich die Entstehung der beiden drittletzten Spinalganglien erkennen und Fig. 21, in der die letzteren fast schon ihre definitive Form besitzen, erbringt gewissermaßen den Beweis dafür, dass diese seitlich hervorgewucherten Zellen auch wirklich zu nichts Anderem als zur Bildung der Spinalganglien verwendet worden sind.

An der Hand dieser Ergebnisse kann ich mich der Ansicht nicht verschließen, dass bei den regenerirenden Schwanzenden der Naiden das gesammte Bauchnervensystem aus dem Ektoderm entsteht, und da bei Individuen derselben Species ein Organsystem in den vorderen

und hinteren Körperpartien nur aus eben demselben Primitivorgan hervorgehen kann, so muss ich annehmen, dass auch am regenerirenden Kopfende der Naiden das ganze Bauchnervensystem ektodermalen Ursprungs ist.

b) Regeneration der mesodermalen Partien.

Wie bereits mehrfach erwähnt wandern sowohl am Kopf- als auch am Schwanzende nach dem ersten Entwicklungsstadium der Intestinalanlagen in der Nähe der letzteren Ektodermzellen in das Innere der ehemals durchschnittenen Leibeshöhle (Fig. 5 *m*). In vorgerückteren Stadien der Regeneration kann man nun konstatiren, dass diese Zellen die Richtung seitlich von den Intestinalanlagen einschlagen und sich hier an die Körperwand anlegen. Fig. 12^1, 12^2 und 14 *m* expliciren diese Verhältnisse für das Kopfende und Fig. 22^1 und 22^2 *m*, die einen Frontalschnitt wiedergeben, welcher der Partie dicht unter der hinteren Intestinalanlage entnommen ist, für das Schwanzende.

Jene Zellen rücken allmählich näher zusammen und bilden auf diese Weise zwei Platten, welche nun in gleichem Maße wie die Ektodermkappe mit ihren Derivaten in die Länge wachsen, indem ihren distalen Enden fortwährend neue Zellen angereiht werden, die ihren Ursprung aus dem Ektoderm an der Stelle nehmen, wo dasselbe in die Intestinalanlage, also in das Entoderm übergeht. Die Platten sind von dem Ektoderm, dem sie anliegen, sowie auch von der Neuralanlage durch scharfe Kontouren geschieden und nur dort, wo ihre Elemente dem Ektoderm entsprießen, stehen sie mit diesem in Zusammenhang. Im Querschnitt haben diese Platten eine halbmondförmige Gestalt, dorsalwärts erreichen sie ungefähr die Höhe der oberen Grenzlinie des Darmes und ventralwärts stoßen sie dicht an die neurale Ektodermverdickung an (Fig. 13 u. 20^1 *mp*). Aus diesen Angaben geht hervor, dass wir es hier mit den Mesodermplatten zu thun haben, welche sich auch im normalen, wachsenden Schwanzende der Naiden vorfinden.

SEMPER (14) lässt die Mesodermplatten im wachsenden Schwanzende aus dem Ektoderm entstehen, BÜLOW (3) leitet sie von der Übergangsstelle des Ektoderms in das Entoderm ab, und RANDOLPH (12) führt ihren Ursprung auf die »Neoblasten« zurück.

Für die Entstehungsweise des Mesoderms im Anschluss an meine Experimente scheinen mir Fig. 22^1 u. 22^2 die meiste Beweiskraft zu besitzen. Aus ihnen geht deutlich hervor, dass das Mesoderm

seinen Ursprung allerdings an der Stelle nimmt, wo Ektoderm und Entoderm in einander übergehen; da aber die Bildungsstätte des Mesoderms doch noch in einer Zellenregion liegt, deren Elemente ihrem Aussehen nach ausgesprochen ektodermalen Charakter tragen, so sehe ich mich veranlasst, das Mesoderm als einen Abkömmling des Ektoderms aufzufassen.

Nach Beginn des Abschnürungsprocesses der beiden Neuralanlagen haben die Mesodermplatten bereits eine beträchtliche Länge erreicht. Ein Sagittalschnitt, welcher eine solche Platte in ihrer ganzen Ausdehnung trifft, lässt erkennen, dass in derselben ein eigenartiges Arrangement der sie bildenden Zellen stattgefunden hat. Die Zellen sind nämlich am Kopfende zu vier, am Schwanzende zu mehreren hinter einander liegenden Plättchen zusammengetreten, welche im Profil eine nahezu viereckige Gestalt besitzen und am Vorderende an Größe einander fast gleichen (Fig. 23 *mp*), am Hinterende dagegen von vorn nach hinten zu kleiner werden. Zwischen je zwei dieser Plättchen befindet sich eine mehr oder weniger deutliche, vertikal zur Längsachse stehende Zellreihe, welche dieselben scheinbar von einander trennt und deren oberste Zellen das Niveau des dorsalen Randes der Mesodermplatte meist überragen (Fig. 23 *d*). Diese senkrechten Zellreihen erwecken die Vermuthung, dass sie Anlagen der Dissepimente sind, was sich späterhin auch bewahrheitet. An der Zeichnung, welche ich von der Mesodermplatte eines Kopfendes entnommen habe, sind diese Verhältnisse ausnehmend gut zu sehen. Das vorderste Zellplättchen stößt hier an die Rudimente des vom Schnitt zufällig noch getroffenen Kopfdarmes (Fig. 23 *i*), das hinterste dagegen an ein altes Dissepiment, vor dem der Amputationsschnitt gerade geführt worden war. Dass dieser Vorgang identisch ist mit dem Gliederungsprocess der Mesodermplatten, der auch im normalen, wachsenden Schwanzende der Naiden stattfindet, lässt sich hieraus unschwer erkennen.

Mittlerweile sind aber auch einzelne Mesodermzellen in verschiedenen einschichtigen Gruppen an die Innenfläche der neu gebildeten Körperwand, welche jetzt schon aus Epidermis und Ringmuskelfasern besteht, getreten. — Erstere hatte sich nämlich in der Zwischenzeit auf die Weise mit Ringmuskeln versehen, dass einzelne Zellen nach Abschnürung der Neuralanlage aus dem Ektoderm herausgewuchert sind, sich dann verlängert und quer zur Längsachse des Körpers an die Innenwand der Epidermis gelegt haben (Fig. 16 *rm*). — Jene zu einschichtigen Gruppen zusammengetretenen Mesoderm-

zellen sind alsdann am Kopf- und Schwanzende allmählich zu Längsmuskelplatten ausgewachsen, unter denen sich nun deutlich eine cardiale (Fig. 24 *cm*), eine neurale (Fig. 24 *nm*) und je zwei (dorso- und ventro- [Fig. 24 *cml* bezw. *nml*]) laterale Muskelplatten unterscheiden lassen. Am Kopfende verschmelzen die beiden dorsolateralen und die cardiale Platte sehr bald zu einer einzigen, während am Schwanzende das zuerst geschilderte Verhältnis bestehen bleibt.

Kurz bevor sich nun am Kopfende die Mundöffnung, aber lange nachdem sich am Schwanzende bereits die Analöffnung gebildet hat, sieht man an Transversalschnitten, dass die Elemente der ehedem seitlich gesehenen mesodermalen Zellplättchen zu einzelnen Haufen zusammenzutreten beginnen, und zwar ist diese Gruppirung in einem jeden der vier Plättchen am Kopfende gleichmäßig erkennbar, tritt dagegen am Hinterende, das in diesem Stadium schon dieselben Verhältnisse aufweist wie ein normales, wachsendes Schwanzende, in der Nähe der ehemaligen Amputationsstelle deutlicher hervor als weiter hinter derselben.

Am Kopfende arrangiren sich nun die Zellen innerhalb eines jeden dieser Plättchen im Querschnitt zu drei Zellhaufen. Zwei derselben liegen in der Lücke, welche sich zwischen Neural- und Ventrolateralmuskel befindet, derart, dass der größere Haufen an der Körperwand, der kleinere mehr nach innen zu gelegen ist (Fig. 24 *vb* u. 24 *sg*). Der dritte Haufen liegt zwischen dem Ventrolateralmuskel und der Muskelplatte, welche durch Verschmelzung der dorsolateralen und der cardialen Platte entstanden ist (Fig. 24 *sl*).

Am regenerirenden Schwanzende kommt zu diesen drei Zellhaufen noch ein vierter hinzu (Fig. 24 *db*); dieser liegt in der Lücke zwischen der cardialen und der dorsolateralen Muskelplatte, welche bekanntlich am Schwanzende nicht mit einander verwachsen.

Von den übrigen Zellen, welche nicht an der Bildung dieser Haufen theilnehmen, haben sich inzwischen einige an die Außenfläche des neuen Darmes angelegt (Fig. 24 *p*), andere dagegen sind mit den Blutgefäßen in Verbindung getreten (Fig. 15 *vz* u. 24 *vz*), und der Rest dieser Zellen befindet sich scheinbar ohne besonderes Ziel im freien Raum der Leibeshöhle (Fig. 16 *lz* u. 24 *lz*).

Im weiteren Verlaufe der Regeneration treten nun die beiden unteren Zellhaufen, welche zwischen der neuralen und ventrolateralen Muskelplatte liegen, mit dem Ektoderm dadurch in Verbindung, dass zuerst in den dem Ektoderm am nächsten gelegenen Haufen

Ektodermzellen hineinwachsen, welche späterhin die Bauchborsten ausbilden, während dieser selbst seine Eigenschaft als Borstenbeutel beweist; alsdann tritt auch der andere, centralwärts daneben gegegene Zellhaufen, der in Fig. 24 nur rechts zu sehen ist, mit dem Ektoderm in Verbindung und bildet so das Segmentalorgan der entsprechenden Seite des betreffenden Segments. Der Haufen, welcher zwischen den beiden lateralen Muskelplatten liegt, von denen die dorsale vorn beiderseits mit der Cardialplatte verwachsen ist, erweist sich demnächst als Bestandtheil der Seitenlinie und der vierte Zellhaufen, der sich auf Querschnitten am Hinterende zwischen der cardialen und der dorsolateralen Muskelplatte gezeigt hatte, dokumentirt sich später, nachdem ebenfalls einige Zellen in ihn vom Ektoderm her hineingewandert sind, welche die langen Rückenborsten abscheiden, als Rückenborstenbeutel seines Segments.

Diejenigen Zellen, welche sich einzeln an den Darm angelegt hatten, bekommen nun mit der Zeit Pigment, so dass sie dann als »Leberzellen« anzusprechen sind. Die anderen zelligen Elemente, die an die Blutgefäße herangetreten waren, helfen dieselben weiter ausbilden. Die übrigen Zellen aber, welche sich frei und scheinbar ohne bestimmtes Ziel in der Leibeshöhle befinden, erweisen sich schließlich als identisch mit den in der Leibesflüssigkeit umher flottirenden zelligen Gebilden.

D. Neoblasten und Sexualorgane.

Endlich will ich nur noch kurz derjenigen Zellen Erwähnung thun, welche Semper als »Chordazellen«, Randolph als »Neoblasten« bezeichnet.

Zunächst muss ich bemerken, dass ich dieselben an regenerirenden Schwanzenden, sobald sich die Mesodermplatten hier zu entwickeln begonnen hatten, stets genau nachweisen konnte; sie liegen, wie Semper (14) für das wachsende Schwanzende angiebt, zwischen der Neural- und Intestinalanlage und lassen sich von den hinteren Partien des Schwanzendes bis zur Amputationsstelle hin verfolgen, so lange die Regenerationsprocesse in den Theilen, welche derselben zunächst liegen, ihren Abschluss noch nicht erreicht haben. Später konnte ich dort keine Chordazellen mehr entdecken; sie reichten dann eben nur so weit nach vorn wie im normalen, wachsenden Schwanzende (Fig. 18, 19 u. 20*ch*). In den regenerirenden Theilen des Kopfendes Chordazellen zu finden, ist mir dagegen niemals gelungen.

Was nun RANDOLPH (12) hinsichtlich der Bedeutung seiner »Neoblasten«, also der »Chordazellen« SEMPER's angiebt, nämlich dass sie dazu da seien, um möglichst schnell wieder neues Mesodermgewebe zu bilden, sobald durch irgend einen Umstand dazu Veranlassung gegeben ist, hat sich bei meinen Regenerationsversuchen an den Naiden durchaus nicht bethätigt; denn ich hatte hier nie Gelegenheit zu konstatiren, dass von der Gruppe der Neoblasten aus sich jemals Zellen abzweigten oder zur Bildung von Mesodermgewebe beitrugen, und obwohl mitunter eine Theilung derselben stattfand, so behielten die daraus entstandenen Produkte ihren Platz doch beständig bei.

Über die Regeneration der Sexualorgane kann ich aus dem Grunde nichts berichten, weil ich die regenerativen Processe nur so weit verfolgt habe, bis alle anderen Organe sich wieder neu gebildet hatten. Es fanden zwar bei meinen Versuchen auch geschlechtsreife Thiere Verwendung, aber von einer Regeneration der Geschlechtsorgane konnte man zu der Zeit, als die anderen Organe bereits alle wieder hergestellt waren, noch nicht das Geringste sehen, und da diese ersteren, wenn sie überhaupt ersetzt werden, sich offenbar erst bedeutend später bilden, so habe ich die Regeneration derselben nicht mehr abgewartet.

IV. Zusammenstellung der Resultate.

Wenn ich nun die Ergebnisse meiner Forschungen in einigen kurzen Sätzen zusammenfasse, so lauten dieselben, abgesehen von ganz geringen Abweichungen unter den einzelnen Nais-Arten, folgendermaßen:

Bei den Regenerationsprocessen der Naiden, wie sie im Anschluss an die Amputation von Körpertheilen stattfinden, bildet sich das neue Ektoderm sowohl am Kopf- als auch am Schwanzende aus den alten Epidermiszellen an der Stelle, wo die Wundränder kurz nach der Durchschneidung zusammengetreten sind.

Das neue Ektoderm bekommt alsdann die Form einer zunächst einschichtigen, später aber mehrschichtigen Kappe, von deren konkaver Innenfläche her die Anlagen aller zu regenerirenden Gebilde in letzter Instanz ihren Ursprung nehmen.

Der neue Verdauungstractus entsteht als eine knospenartige Anlage, am Schwanzende in der Mittelachse des Körpers, am Kopfende etwas mehr ventralwärts, aus dem Ektoderm und wächst dann zu einem soliden Strange aus, dessen freies Ende die Richtung nach der Durchschneidungsstelle des alten Darmes einschlägt, der dort

seinerseits ebenfalls einige neue Zellen gebildet hat. Das freie Ende jenes ersteren erreicht schließlich den Darm und vereinigt sich mit ihm, so dass dieser nun mit der Ektodermkappe durch einen soliden Strang verbunden ist, zu dessen Entstehung der Hauptsache nach das neue Ektoderm und nur in äußerst geringem Maße der alte Darm selbst beigetragen hat. Dieser Strang bekommt späterhin ein Lumen, welches bald mit einer im Ektoderm entstehenden Einbuchtung konfluirt, so dass nun am Kopfende der Mund mit dem Pharynx und am Schwanzende der Anus mit dem Enddarm regenerirt und dadurch die vollständige Kommunikation der Darmhöhle mit dem umgebenden Medium wieder hergestellt ist.

Auch der gesammte Nervenapparat einschließlich der »Spinalganglien« entsteht aus dem Ektoderm, und zwar bildet sich am Kopfende das Gehirnganglion aus zwei knospenartigen Verdickungen der neuen Ektodermkappe, welche etwas dorsolateral von der Längsachse des Thierkörpers liegen und sich später erst vereinigen; an diese Gehirnanlagen schließen sich die der beiden Schlundkommissuren jederseits als wulstartige Ektodermverdickungen an und gehen dicht hinter dem Schlunde in eine stärkere, neurale Ektodermverdickung über, welche die Anlage des Bauchstranges repräsentirt. Die Zellen dieser letztgenannten Ektodermverdickung treten mit dem alten Bauchstrange, der seinerseits, im Gegensatze zu dem alten Darm, keine neuen Zellen producirt hat, an der Amputationsstelle in feste Verbindung. Von diesen Anlagen entsteht die cerebrale und neurale zuerst, die der Kommissuren dagegen etwas später.

Die weitere Entwicklung des Neuralapparates geht am Kopfende in der Art vor sich, dass die gesammte Anlage sich vollständig vom Ektoderm abschnürt und an ihr Nervenfasern auftreten, welche in den Gehirnanlagen ungefähr central, in der Anlage des Bauchstranges dorsal von dem zelligen Theile derselben liegen und in den Kommissuren nur von wenigen Zellen bedeckt sind. Diese Nervenfasern verbinden sich an der Amputationsstelle mit denen des alten Bauchstranges.

Am Schwanzende geht die Regeneration des Bauchnervensystems eben so vor sich, nur behält hier die Neuralanlage in ihren hinteren Partien den Zusammenhang mit dem Ektoderm bei, wie in jedem normalen, wachsenden Schwanzende.

Die Ringmuskelfasern entstehen gleichfalls aus dem Ektoderm, nachdem die Abschnürung der Neuralanlage stattgefunden hat, und zwar auf die Weise, dass einzelne Zellen aus dem Ektoderm in das

Innere der Leibeshöhle treten, sich an die Innenfläche desselben anlegen und quer zur Längsachse des Thieres in lange Muskelzellen auswachsen.

Die Borsten entwickeln sich dadurch, dass vom Ektoderm her in die Anlagen der Borstenbeutel Zellen hineinwuchern, welche ihrerseits allmählich die Borsten abscheiden.

Das neue Mesoderm entsteht aus Zellen, welche am Kopfende zu beiden Seiten der Intestinalanlage, am Schwanzende ebenfalls seitlich von derselben, nur etwas mehr ventralwärts, aus dem Ektoderm in die Leibeshöhle einwandern. Das Gros dieser Zellen gesellt sich nun, am Vorder- wie am Hinterende des Thieres, auf jeder Seite zu einer länglichen Platte zusammen, deren laterale Fläche konvex ist und sich an die Körperwand anlehnt und deren dorsaler Rand etwa das Niveau der oberen Grenzlinie des Darmes erreicht, während der ventrale hart an die Anlage des Bauchstranges stößt.

Bei diesen Mesodermplatten tritt am Kopf- und Schwanzende schon sehr früh der Länge nach eine Gliederung ein, derart, dass am Kopfende jede der Platten seitlich gesehen in vier hinter einander liegende, kleinere Plättchen von ziemlich gleicher Größe zerfällt, während am Hinterende ebensolche Plättchen in unbestimmter Anzahl entstehen, die aber hier, wie im wachsenden Schwanzende, nach hinten zu immer kleiner werden. Sowohl das hinterste dieser kleinen Plättchen am Kopfende als auch das vorderste derselben am Schwanzende grenzt mit seinem centralen Rande an die Durchschneidungsstelle des alten Gewebes.

Charakteristisch ist der Umstand, dass die Gliederung dieser Mesodermplatten an beiden Körperenden früher stattfindet, als die der sich gleichzeitig mit ihnen bildenden ektodermalen Neuralanlagen.

Aus den Mesodermplatten bilden sich nun am Kopfende ungefähr zu gleicher Zeit, am Schwanzende jedoch von der Schnittstelle aus in centrifugaler Richtung fortschreitend zuerst die Längsmuskelplatten, dann weiterhin Borstenbeutel, Segmentalorgane, Seitenlinien (letztere wahrscheinlich aber nur theilweise) und Dissepimente, sowie auch schließlich Leberzellen und Blutgefäße. Die Entwicklung dieser Organe geht hier durch Bildung einzelner Zellhaufen innerhalb jener Zellplättchen genau in derselben Weise vor sich, wie im wachsenden, normalen Schwanzende der Naiden, nur mit dem Unterschiede, dass dieser Regenerationsprocess am Kopfende nach Wieder-

herstellung der vier Kopfsegmente seinen Abschluss erreicht, wogegen am Hinterende aus sehr naheliegenden Gründen der eigentliche Regenerationsprocess ohne erkennbaren Absatz allmählich in den normalen Wachsthumsprocess übergeht, wie er im wachsenden Schwanzende der Naiden ständig stattfindet.

Überblicken wir nun nochmals die einzelnen Entwicklungsphasen bei diesen Regenerationsprocessen der Naiden, so können wir uns der Erkenntnis nicht verschließen, dass die Natur bestrebt ist, das neue Gewebe hier nicht aus dem alten Zellenmaterial direkt aufzubauen, sondern den Vorgang der Regeneration zunächst auf das Entwicklungsstadium der drei primären Keimblätter zurückzuführen, da ihre Zellen als embryonale Elemente eine ganz außerordentliche Differenzirungsfähigkeit besitzen, um dann aus diesen auf dem kürzesten und schnellsten Wege alle diejenigen Gewebe und Organe, deren das Individuum verlustig gegangen war, wieder aufs Neue erstehen zu lassen.

Breslau, im August 1897.

Litteraturverzeichnis.

1. Bonnet, Traité d'insectologie. II part. Paris 1745.
2. Braem, Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis. Diese Zeitschr. Bd. LVII. 1894.
3. Bülow, Die Keimschichten im wachsenden Schwanzende von Lumbriculus variegatus. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883.
4. —— Über Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern. Arch. f. Naturgesch. Bd. I. 1883.
5. Dugès, Recherches sur la circulation, la respiration et la reproduction des Annélides abranches. Ann. des Sc. natur. 1828.
6. Fraisse, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren. Kassel und Berlin 1885.
7. Giard, Y a-t-il antagonisme entre la Greffe et la Régénération? Extr. des Comptes rendus des séances de la Soc. de Biologie. Séance du 15. février 1896. Paris.
8. Hescheler, Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. Bd. XXX. 1896.
9. Leuckart, Über die ungeschlechtliche Vermehrung von Nais proboscidea. Arch. f. Naturgesch. 17. Jahrg. 1851.
10. O. F. Müller, Von den Würmern des süßen und salzigen Wassers. Kopenhagen 1771.
11. Quatrefages, Histoire naturelle des Annélés marins et d'eau douce. Paris 1865.
12. Randolph, The regeneration of the tail in Lumbriculus. Boston 1892.

13. Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des Insects. T. VI. Préface 1742.
14. Semper, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Arbeiten a. d. zoologisch-zootom. Inst. Würzburg. Hamburg 1876.
15. —— Beiträge zur Biologie der Oligochäten. Ibidem. Würzburg 1877—78.

Erklärung der Abbildungen.

a, Anus; *c*, Cerebralanlage; *ch*, Chordazelle; *cm*, Cardialmuskel; *cml*, dorsaler Seitenmuskel; *com*, Kommissuranlage; *d*, Dissepimentzellen; *db*, Rückenborstenbeutel; *dvs*, Amputationsstelle des Darmes; *i*, Intestinalanlage; *id*, neugebildete Zellen des alten Darmes; *l*, Lumen; *lz*, lymphoide Zelle; *m*, Mesodermzelle; *mp*, Mesodermplatte; *n*, Neuralanlage; *nf*, Nervenfaserstrang; *nm*, Neuralmuskel; *nml*, ventraler Seitenmuskel; *nvs*, Amputationsstelle des Nervenstranges; *p*, Leberzellen; *rm*, Ringmuskelfasern; *sg*, Segmentalorgan; *sl*, Seitenlinie; *vb*, ventraler Borstenbeutel; *v*, Blutgefäß; *vz*, Zelle eines Blutgefäßes.

Tafel XIV und XV.

Die kolorirten Zeichnungen (Vergr. Oc. III, Obj. II Seibert) wurden mit dem Abbé'schen Zeichenapparat, die übrigen (Vergr. Oc. III, Obj. V Seibert) ohne Hilfsmittel entworfen.

Fig. 1—10. Sagittalschnitte durch Kopfenden. Fig. 1 u. 2. Verschluss der Wundränder. Fig. 3 u. 4. Entstehung der ektodermalen Zellkappe; Einwanderung von Zellen. Fig. 5 u. 6. Anordnung jener Zellen zu *c*, *i* und *n*. bei *id* neu gebildete Zellen des alten Darmes; *m*, abseits einwandernde Mesodermzellen. Fig. 7 u. 8. Verwachsung der Anlagen bei *nvs* und *dvs*. Fig. 9 u. 10. Senkung der Basis von *i*; Abschnürung von *n*.

Fig. 11—13. Transversalschnitte durch Kopfenden. Fig. 11. Entwicklung von *c* und *com* linkerseits. Fig. 12¹. Einwanderung von *m* (Fig. 12² vergrößert); Einschiebung von *mp*. Fig. 13. Auftreten von *nf* in *c* und *com*; radiäre Stellung der Zellen von *i*.

Fig. 14—16. Sagittalschnitte durch Kopfenden. Fig. 14 u. 15. Zusammenhang von *nf* in *c*, *com* und *n*; einwandernde *m*; *vz* bildet Blutgefäß. Fig. 16. *l*, Lumenbildung in *i*; Entstehung von *rm*.

Fig. 17¹ u. 17². Sagittalschnitt, Schwanzende. Regenerirter *a*; steter Zusammenhang von *n* mit dem Ektoderm; Verjüngung von *nf* nach hinten zu.

Fig. 18—21. Querschnitte durch Schwanzenden. Fig. 18¹ u. 18². Bildung des hintersten, jüngsten, rechtsseitigen Spinalganglions; Auftreten von *ch*. Fig. 19. Letzte interganglionäre Partie. Fig. 20¹. Entstehung der beiden drittletzten Spinalganglien. Fig. 20². Das rechtsseitige vergrößert. Fig. 21. Weiter vorn gelegenes Spinalganglienpaar.

Fig. 22¹ u. 22². Frontalschnitt durch Schwanzende. Seitliche Einwanderung von *m*.

Fig. 23. Sagittalschnitt, Kopfende. Zerfall der Mesodermplatten in vier kleinere Plättchen *mp* und Anlagen von Dissepimenten *d*.

Fig. 24. Transversalschnitt durch Schwanzende. Entwicklung von *nm*, *sg*, *vb* etc. aus den Mesodermplatten.

Einiges über die Entwickelung der Scyphopolypen.

Von

A. Goette

(Straßburg).

Mit Tafel XVI—XIX und 25 Figuren im Text.

Als ich zum ersten Mal die Entwickelung der Scyphomedusen untersuchte, stützte ich meine Vergleiche dieser Thiere mit den Scyphopolypen wesentlich auf die Mittheilungen KOWALEWSKY's über Cereanthus (23); in der zweiten Abhandlung über denselben Gegenstand erklärte ich zum Schluss, die seither erschienenen Beobachtungen H. WILSON's über die Entwickelung einer Koralle (57) im Sinne jener früheren Vergleiche noch nicht verwerthen zu können und dazu weitere Beobachtungen anstellen zu müssen (24). Meine damaligen Bemühungen, solche entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Aktinien anzustellen, hatten keinen rechten Erfolg, da ich nur vorgeschrittene Larven von Cereactis aurantiaca, Heliactis bellis und einer unbekannten Art von Corfu erhielt. Nachdem später mehrere einschlägige Arbeiten von anderer Seite erschienen waren, erhielt ich von Helgoland und Neapel passenderes Material, was mich trotz seiner Unvollständigkeit veranlasste, die Untersuchung aufzunehmen, in der Hoffnung, dass glücklichere Nachuntersucher bald die mancherlei Lücken ausfüllen würden.

I. Die Entwickelung der Cereanthiden.

Es ist bisher selten geglückt, die Brut der Cereanthiden direkt von den geschlechtsreifen Thieren zu erzielen: nur HAIME, KOWALEWSKY und JOURDAN (28, 34, 40) vermochten die Entwickelung von Cereanthus membranaceus auf diesem Wege zu verfolgen. Die tentakeltragenden Larven wurden nur pelagisch gefischt und seit SARS unter dem Namen Arachnactis beschrieben. Ihre Zugehörigkeit zur

Gattung Cereanthus scheint mir sichergestellt, theils durch den unmittelbaren Anschluss der jüngsten Exemplare an die gezüchteten Cereanthuslarven und anderentheils durch das nur dieser Gattung eigenthümliche Merkmal des vollkommen einseitigen Zuwachses der Septen an einem Ende der Richtungsebene[1]. Ob aber alle bisher beschriebenen echten Arachnactis zu einer Cereanthusart gehören, konnte noch nicht entschieden werden; denn die Unterschiede, die sich in den verschiedenen Beobachtungen herausstellten, betrafen entweder nicht dieselben Altersstufen, wie z. B. das Fehlen oder die Anwesenheit der Septalmuskeln, oder konnten, wie das frühere oder spätere Erscheinen des unpaaren Tentakels an einem Ende der Richtungsebene, als untergeordnete Ausnahmen gelten, so dass aus solchen Erscheinungen auf specifische Verschiedenheiten nicht geschlossen werden konnte. Zufällig fanden sich nun unter den Cereanthuslarven, die ich der Biologischen Anstalt in Helgoland verdanke, zwei deutlich getrennte Arten, deren Unterschiede sich sowohl auf mehrere Merkmale, darunter auch den ganzen Habitus erstreckten, als auch auf gleichen Altersstufen zeigten, so dass ihre Zugehörigkeit zu einer Art ausgeschlossen erscheint, obwohl in der Helgoländer Fauna bisher nur Cereanthus Lloydii Gosse verzeichnet ist (59). Da eine von den beiden Arten nur durch zwei beinahe gleich alte Exemplare vertreten war, werde ich sie erst am Schlusse dieses Abschnitts beschreiben, in der folgenden Untersuchung mich aber wesentlich an die zahlreich vertretene Art halten. So weit es nöthig ist, soll die letztere als Cereanthus *a*, die andere als Cereanthus *b* bezeichnet werden.

1. Die Entwickelung des Eies bis zur sechszähligen Larve.

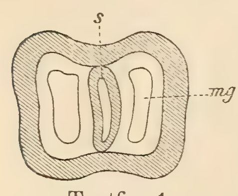
Die ersten Entwickelungsstufen von Cereanthus membranaceus sind nur von KOWALEWSKY (40) so vollständig verfolgt worden, dass

---

[1] Die angeblichen Arachnactis-Larven BOVERI's (6, Fig. 2, 7) können schon desshalb, weil sie vollständig dem Edwardsia-Typus entsprechen, nicht zu den Cereanthiden gehören, wie schon E. VAN BENEDEN zeigte (4). Aber auch die von BUSCH pelagisch gefischten und »Dianthea nobilis« genannten Larven kann ich als unzweifelhafte Cereanthuslarven nicht anerkennen. V. BENEDEN glaubt freilich, die einer solchen Deutung widersprechende Stellung des sechsten Tentakels durch ein Versehen des Beobachters erklären zu dürfen (4, p. 127); unerklärt bliebe aber dann noch immer die Lage der Mundtentakel an der Innenseite von zwei diagonal entgegengesetzten Außententakeln, die gelegentliche feste Anheftung des außerordentlich dünnen und langen Körpers mit dem aboralen Pol und manches Andere.

sie für eine vergleichende Betrachtung alle nöthigen Anhaltspunkte bieten. Ich gebe daher seine Beobachtungen hier auszugsweise wieder.

Aus dem Ei unseres Polypen entwickelt sich eine Cöloblastula und daraus durch Einstülpung eine Cölogastrula. Im Grunde der letzteren lösen sich einige der abgeplatteten Entodermzellen aus dem epithelialen Verbande und verwandeln sich in »Fettkugeln«, die den Urdarm mehr oder weniger ausfüllen. Darauf stülpt sich der Prostomarand in das Innere der etwas verlängerten Wimperlarve ein und bildet auf diese Weise den ektodermalen Schlund. Er hängt aber nicht mit einem allseitigen Überzug des Entoderms frei in die Mitte des Urdarms hinein, sondern veranlasst vielmehr von vorn herein eine Zweitheilung desselben. In Folge seiner taschenförmigen Abplattung liegt er an zwei einander gegenüberliegenden Seiten, also an den Enden einer Kreuzachse dem äußeren Ektoderm an, steht aber in der anderen Kreuzachse von ihm weit ab; in der ersten Richtung oder der späteren »Richtungsebene« bildet er daher eine Scheidewand zwischen zwei seitlich davon liegenden Räumen, in denen während seiner Einsenkung je ein Blindsack des Urdarms zurückbleibt (Textfig. 1). Jede dieser »Magentaschen« legt sich mit ihrer Innenwand dem Schlund, mit ihrer Außenwand dem äußeren Ektoderm an; die Einstülpungsöffnung des Schlundes wird zum Munde, das stets offene Prostoma im Grunde des Schlundes zur »Schlundpforte«, an deren Rande das Schlundektoderm sich in die entodermale Innenwand der Magentaschen umschlägt (vgl. Textfig. 3).

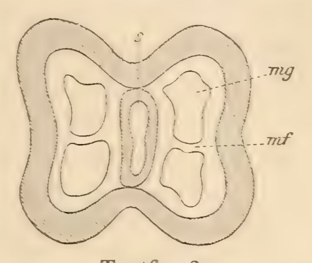


Textfig. 1.
Cereanthuslarve, Querdurchschnitt nach KOWALEWSKY. *s*, Schlund; *mg*, primäre Magentasche.

Die strahlige Gliederung des Cereanthus beginnt also, wie ich dies schon früher hervorgehoben habe (23), mit zwei einander entgegengesetzten Magentaschen, die im Umfange des Schlundes nicht zusammenstoßen und folglich auch keine Septen bilden; die Stelle solcher trennenden Zwischenwände vertritt vielmehr der Schlund selbst. Nach einiger Zeit wird jede der beiden Magentaschen rechtwinklig zur Richtungsebene durch ein zwischen der Körperwand und dem Schlunde sich ausspannendes entodermales Septum halbirt (Textfig. 2)[1]. Über die Entstehung dieser Septen erfahren wir nichts;

[1] KOWALEWSKY hat nur diesen Zustand mit vier Magentaschen abgebildet, und bemerkt dazu, dass, um sich den früheren Zustand vorzustellen, die beiden Halbirungssepten hinweggedacht werden müssten. Ich erwähne dies, weil keine

wahrscheinlich wachsen sie als freie Falten des parietalen Entoderms zum Schlund hinüber. Ihr unterer freier Rand setzt sich unterhalb der Schlundpforte in eine dicke, in den Darmraum weit vorspringende Falte fort (Magenfalte). In der Nähe des Schlundes entwickelt sich aus dieser Falte ein Filament, das offenbar schon von einer Fortsetzung des Schlundektoderms überzogen ist, da dies an wenig älteren Larven zweifellos der Fall ist (s. u.). Über den vier Magentaschen sind die noch kurzen Anlagen der vier ersten Tentakel hervorgewachsen, und die beiden Seitenränder des Mundes, der gleich dem Schlunde in der Richtungsebene gestreckt ist, erheben sich lippenförmig, woran außer dem Ektoderm auch die darunterliegenden Magentaschen Theil nehmen.



Textfig. 2.
Cereanthuslarve. Querdurchschnitt nach KOWALEWSKY. *s*, Schlund; *mf*, Septum; *mg*, Magentasche.

Weitere Stadien hat KOWALEWSKY allerdings gesehen, aber nicht näher untersucht, so dass ihm die Art der späteren Taschenbildung unbekannt blieb. Äußerlich bemerkte er eine Vermehrung der Tentakel, namentlich ein paar Mundtentakel. Ferner giebt er an, schon in den 4zähligen Larven, sowohl in der Körperwand zwischen Ektoderm und Entoderm, wie in den Magenfalten Längsmuskeln angetroffen zu haben, dort in einfacher, hier in doppelter Lage.

An die Beobachtungen von KOWALEWSKY schließen sich diejenigen von VOGT, BOVERI, E. VAN BENEDEN, H. WILSON, MCMURRICH, FAUROT (4, 6, 20, 48, 55, 57) u. A. an, die an pelagisch gefischten Larven angestellt wurden und hauptsächlich die weitere Septenbildung betrafen. Die erste Entstehung der 5. und 6. Magentasche hat nur VAN BENEDEN gesehen; an meinen jüngsten Larven, die jene Taschen bereits besaßen, konnte ich trotzdem VAN BENEDEN's genaue Angaben bestätigen, da das Wachsthum dieser Taschen noch nicht abgeschlossen war und daher die dem Munde näher liegenden Querdurchschnitte die früheren Zustände wiedergeben (Fig. 1). Von der Theilung der 5. Tasche an bis zum Stadium der 12strahligen Larve verfolgte ich die Entwicklung an dem eigenen Material. Der Beschreibung muss ich aber einige Worte über die Orientirung unserer

---

seiner Figuren den zweizähligen Zustand erkennen lässt, der russische Text aber nur selten gelesen werden dürfte.

Larven und die damit zusammenhängende Terminologie vorausschicken.

Bekanntlich lässt sich bei den meisten Scyphopolypen eine Richtungsebene unterscheiden, die man nach der Anordnung der einseitigen septalen Muskelfahnen oder -polster bestimmt. Bei den Alcyonarien schneidet die Richtungsebene zwei diametral entgegengesetzte Magentaschen (Richtungstaschen) so, dass die Muskelpolster beider Körperhälften nach einer und derselben Seite gewendet sind. Die Richtungstasche, der die Muskelpolster zugekehrt sind, nannte Kölliker die ventrale, die andere die dorsale (37, p. 301, 418, 419); an die ventrale Tasche grenzt die Flimmerrinne des komprimirten Schlundes. Da nun die Edwardsien und viele eben so gegliederte Aktinien- und Korallenlarven gleichfalls acht Septen besitzen, deren Muskelpolster in der Mehrzahl einer Richtungstasche zugewendet sind, so wurde dieses Merkmal in demselben Sinne zur Orientirung benutzt wie bei den Alcyonarien. Bei Cereanthus schienen jedoch septale Längsmuskel ganz zu fehlen; daher hielten die Brüder Hertwig die Schlundrinne dieser Aktinie für das Merkmal einer ventralen Seite wie bei den Alcyonarien (32), wogegen Haacke (25) in dem größten Septenpaar von Cereanthus, das unter der Schlundrinne liegt, die dorsalen Richtungssepten der Alcyonarien zu erkennen glaubte, so dass die Schlundrinne von Cereanthus umgekehrt die dorsale Seite bezeichnete. Endlich hat Carlgren (12) neuerdings gefunden, dass Cereanthus, wenngleich schwache, doch nachweisbare septale Längsmuskeln besitze, die sämmtlich von der Schlundrinne abgekehrt seien; nach diesem sonst allgemein benutzten Merkmal würde also die Schlundrinne dieses Thieres in der That so wie es Haacke vorschlug, an der Dorsalseite liegen.

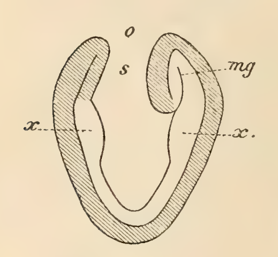
Angesichts dieser verschiedenen Vergleiche muss vor Allem festgestellt werden, dass die Namen »dorsal« und »ventral« nicht physiologisch begründet sind, sondern willkürlich zur Bezeichnung bestimmter Körperseiten der Alcyonarien gewählt wurden. Die Übertragung dieser Namen auf andere Polypen geschah aber, wie man sieht, in der Voraussetzung, dass die gleichbezeichneten Körpertheile auch wirklich homologe sind. Dies ist für die Alcyonarien einerseits und die Hexaktinien (mit Einschluss der Edwardsien) und die Steinkorallen andererseits freilich nicht strikt bewiesen, aber, wie noch besonders erörtert werden soll, doch sehr wahrscheinlich. Die übliche Terminologie wäre also in diesen Gruppen beizubehalten. Dagegen wird sich durch die folgenden Untersuchungen herausstellen, dass der

Gegensatz der beiden Körperseiten, die man die dorsale und die ventrale nennt, bei den eben genannten Polypen und bei den Cereanthiden sich ganz selbständig und verschieden entwickelt hat, so dass eine bezügliche Homologie in beiden Abtheilungen gar nicht besteht. Es kann daher darüber, welche Seite von Cereanthus ventral und welche dorsal genannt werden soll, durch Vergleiche gar nicht entschieden werden, wie denn die verschiedenen Merkmale zu entgegengesetzten Schlüssen geführt haben (s. o.).

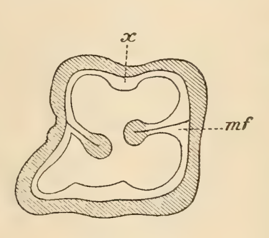
Ich habe mir daher die Frage vorgelegt, ob nicht vielleicht eine Rücken- und Bauchseite sich naturgemäß, d. h. physiologisch, bestimmen ließen, indem sich etwa herausstellte, dass die liegenden und kriechenden Formen stets dieselbe Körperseite dem Boden zukehrten. Denn dadurch wäre doch die Willkür und Unsicherheit der fraglichen Terminologie bei diesen Formen und ihren näheren Verwandten beseitigt. Zur Entscheidung habe ich von allen kriechenden oder liegenden Aktinien nur Cereanthus membranaceus benutzen können. v. Heider giebt an, dass dieser Polyp in schräger Lage im Boden stecke (31); ich selbst habe ihn häufig ganz flach bogenförmig, also eigentlich liegend eingegraben gesehen. Ich ließ nun in der Zoologischen Station in Rovigno zweimal an je sechs Cereanthus, nachdem sie acht Tage ungestört gelegen hatten, also sich vermuthlich in einer normalen Lage befanden, die nach oben gekehrte Seite durch einen Einschnitt am Tentakelkranz kennzeichnen; dasselbe wiederholte ich selbst an drei Stücken in meinen Aquarien. Die darauf folgende Untersuchung dieser 15 Cereanthus hatte folgendes Ergebnis: bei neun von ihnen lag die Schlundrinne unmittelbar unter dem Einschnitt oder dicht daneben, also an der Oberseite, bei dreien lag sie seitlich und bei den drei letzten Exemplaren an der Unterseite. Ich glaube daraus folgern zu dürfen, dass die Schlundrinne in der Regel die wirkliche, d. h. die physiologische Rückenseite des Thieres bezeichnet, was mit der Bestimmung Carlgren's übereinstimmt. Ich werde daher die entsprechende Orientirung bei den Cereanthiden anwenden; aus der Bestimmung einer physiologischen Rücken- und Bauchseite ergiebt sich die Berechtigung, von rechts und links zu reden.

Ich nehme jetzt die Entwickelungsgeschichte von Cereanthus an dem Punkte wieder auf, wo die beschriebenen 4zähligen Larven im Begriff sind, die 5. und 6. Magentasche zu entwickeln. Sie entstehen an den beiden Schmalseiten des Schlundes, zwischen ihm und dem Außenektoderm, also in der Richtungsebene; sie ver-

dienen daher den Namen der Richtungstaschen, ohne jedoch, wie sich zeigen wird, den Richtungstaschen der Alcyonarien, Hexaktinien und Steinkorallen homolog zu sein. Sie erscheinen aber nicht gleichzeitig, sondern nach einander, zuerst die ventrale (5.), etwas später die dorsale (6.); ihre Entwickelung ist jedoch eine durchaus gleiche. Dort wo an den Schmalseiten des Schlundes das Ektoderm der Schlundpforte in das Entoderm übergeht, zeigt sich zuerst eine plattenförmige Verdickung des letzteren, die gerade abwärts zieht und gewissermaßen die Wurzel der neuen Tasche darstellt (Textfig. 3, 4 *x*). Aus ihrem oberen Ende, an der angegebenen Grenze, wächst ein solider Fortsatz zwischen Schlund- und Außenektoderm in die Höhe, so dass er ihre Verbindung vollständig löst und gleichzeitig an die rechte und linke Magentasche anstößt. In dem Maße als der Fortsatz vorrückt, wird er von unten auf hohl und verwandelt sich so in eine Anfangs noch enge, allmählich aber sich erweiternde und bis zum Munde reichende Magentasche (Fig. 2—4). Durch ihre Anlagerung an die beiden seitlichen Magentaschen entstehen zwischen den drei Hohlräumen zwei neue entodermale Septen, die von der Schlundpforte abwärts sich in zwei niedrige Leisten längs der Ränder der beschriebenen Entodermplatte fortsetzen (Fig. 5). Aus diesen Leisten entwickeln sich später die entodermalen Magenfalten.



Textfig. 3.
Cereanthuslarve in der Richtungsebene nach VAN BENEDEN. *o*, Mund; *s*, Schlund; *mg*, Magentasche (ventral); *x*, Entodermplatte.



Textfig. 4.
Cereanthuslarve, Querdurchschnitt nach VAN BENEDEN. *mf*, Magenfalte; *x*, Entodermplatte.

An der dorsalen Richtungstasche wächst die ganze Schmalseite des Schlundektoderms, woraus die Schlundrinne hervorgeht, bis unter die Schlundpforte hinab (Fig. 8, 13). Dies geschieht an der ventralen Richtungstasche nicht oder in einem viel geringeren Grade; dafür fängt sie sehr bald nach ihrer Entstehung, noch bevor die dorsale Tasche vollendet ist, sich zu theilen an. Nach VAN BENEDEN erscheint das Septum, das diese Theilung in der Richtungsebene ausführt, an der Decke der Richtungstasche und wächst von dort abwärts. An den jüngsten meiner Larven reicht es noch nicht bis zur Schlundpforte und hört am Schlunde früher auf als an der Außenwand, so dass es noch innerhalb der ursprünglichen Tasche in eine

wandständige freie Falte ausläuft (Fig. 4). Ehe ich aber die weitere Entwickelung dieses neuen Septums und der sich daran schließenden Neubildungen verfolge, soll hier der übrige Bau derselben Larven beschrieben werden.

Sie haben durchweg eine eiförmige bis kugelige Gestalt und tragen über den vier ersten, seitlichen Magentaschen je einen kurzen Tentakel; die wulstigen Lippen des in der Richtungsebene gestreckten Mundes ragen über das Peristom hervor (Fig. 6). Die Körperwand ist im Allgemeinen bis zur Durchsichtigkeit verdünnt, ihr Ektoderm aus kubischen Zellen[1], das Entoderm aus breiten Plattenzellen zusammengesetzt. Nur am aboralen Pol (Afterpol), an den Lippen und den Tentakeln ist das Außenektoderm, unter Verlängerung seiner Zellen zu langen Cylindern, verdickt; in den späteren Stadien ließ sich feststellen, dass dort, wo ein Tentakel entstehen soll, die Ektodermverdickung seiner Erhebung vorausgeht. Am Afterpol bildet die Verdickung eine kreisrunde Platte mit allmählichem Übergang in das dünnere Körperektoderm (Fig. 6); diese Platte enthält außer zahlreichen Nesselkapseln große annähernd kugelförmige Zellen mit netzförmigem Protoplasma (Drüsenzellen?), die ich sonst nirgends antraf. An der Basis des Ektoderms entwickeln sich Längsmuskeln, die aber an der Leibeswand außerordentlich spärlich, viel dichter an den Tentakeln vorkommen. In den Septen der Larven *a* habe ich eben so wie van Beneden bei seinen Larven die Muskeln vermisst, obgleich Kowalewsky solche schon an den viel jüngeren Larven von Cereanthus membranaceus gesehen hat. Dies halte ich für ein sicheres Zeichen, dass meine Larven einer anderen Art angehören.

Das verdickte Ektoderm der Lippen setzt sich unverändert in den Schlund fort. Dieser ist in der Mitte etwas weiter als an den Schmalseiten, wo er beiderseits in gleicher Weise rinnenförmig verengt ist (Fig. 1—3); an der Schlundpforte schlägt sich sein Seitenrand jederseits in Gestalt eines dreieckigen Lappens nach außen um, der mit dem unteren Rand des seitlichen Septums zusammenhängt, so dass die Spitze des Dreiecks in die das Septum fortsetzende Magenfalte ausläuft (Fig. 3, 4). Auf der Oberseite ist der dreieckige Ektodermlappen von einer Fortsetzung des septalen Entoderms überzogen, so dass man die ganze Bildung als zwei Flügel des Septen-

[1] Die Wimpern dieser Zellen konnte ich am konservirten Material nur spurenweise erkennen.

randes betrachten kann (Fig. 11). Wo sie an der Magenfalte aufhören, setzt sich ihr Ektoderm in Gestalt eines wulstigen Saumes an der Magenfalte fort (Fig. 4, 5); längs dieses Randwulstes oder des Filaments ist auch das Entoderm der Magenfalte verdickt, an ihrer Basis und in den eigentlichen Septen jedoch so dünn, dass es an Durchschnitten nicht leicht ist ihre beiden Blätter aus einander zu halten und eine Stützlamelle zu unterscheiden. Von der Fläche gesehen zeigt das septale Entoderm ziemlich langgestreckte und schräg gerichtete Zellen.

Das mit dem seitlichen Septum bogenförmig hinabziehende Filament bildet erst in der Nähe der Außenwand jene bekannten Windungen, die im zusammengezogenen Zustande immer wieder den Vergleich mit einem, an einem Mesenterium befestigten Darm hervorrufen (Fig. 6). Da nach Kowalewsky die jüngsten Filamentauswüchse unter dem Rande der Schlundpforte sitzen, so muss das Schlundepithel seinen weiten Umschlag in verhältnismäßig kurzer Zeit ausgeführt, sich also sehr schnell ausgebreitet haben.

Nachdem Agassiz für seine Arachnactis-Larven angegeben hatte, dass ihr Darmraum mit großen polygonalen »Dotterzellen« angefüllt gewesen sei (1), hat nur noch Kowalewsky Ähnliches gesehen, während Vogt, Boveri und van Beneden ausdrücklich das Fehlen eines solchen Darminhalts hervorheben. Ich habe jene Masse bei meinen Helgoländer Larven nicht nur durchweg wiedergefunden, sondern kann auch Kowalewsky's Beobachtung über ihren Ursprung bestätigen, da ich denselben noch in meinen jüngsten Larven verfolgen konnte. Im Grunde des Urdarmes wird ein Theil der entodermalen Pflasterzellen vacuolisirt, dabei schwellen sie an und springen weit in die Darmhöhle vor, während ihre Kerne an die Wand gedrängt und platt werden (Fig. 6). Zuletzt lösen sich diese metamorphosirten Zellen aus ihrem Verbande und treten frei in die Darmhöhle ein, wo sie sich zu einem großen Klumpen zusammenballen (Fig. 5, 6); zuweilen erstrecken sich Fortsätze dieses Klumpens in die Magentaschen und den Schlund. In den 12strahligen Larven sah ich diese Zellen bereits in Rückbildung begriffen; es kann daher nicht zweifelhaft sein, dass sie dem Nahrungsdotter anderer Aktinien- und der Korallenlarven homolog sind, wenngleich ihre Bildung etwas anders verläuft. In der Regel entsteht dort der Nahrungsdotter in der Weise, dass an dem indifferenten massigen Entoderm einer Sterrogastrula sich eine peripherische Epithelschicht, das bleibende Entoderm, von der centralen Masse absondert, die allmählich ihren

zelligen Charakter verliert und als eine Detritusmasse den zelligen Darmsack ausfüllt (s. u.); bei Cereanthus lösen sich dagegen einige Zellen von dem fertigen epithelialen Darmsack ab, und zwar nicht nur in der Coelogastrula (KOWALEWSKY), sondern, wie ich finde, auch später, um den Nahrungsdotter herzustellen.

Ich erinnere mich nicht, die von mir zuerst ausgesprochene Ansicht, dass jede Art von Nahrungsdotter auf ein abgelöstes Stück Entoderm zurückzuführen sei (21 u. 22 I), besser illustrirt gefunden zu haben als bei Cereanthus.

2. Die weitere Entwickelung der sechszähligen Larven.

Diese Entwickelung betrifft namentlich die fortgesetzte Vermehrung der Septen und Taschen und andererseits der Tentakel. Da die neuen Taschen immer ventral in der Richtungsebene oder neben ihr entstehen [1], drängen sie die vorher entstandenen rechts und links zur Seite; dabei wird auch das Stück des Schlundes, an das sie anstoßen, seitlich umgelegt, während er ventral so viel Zuwachs erhält, als die Breite der neuen Taschen beträgt (Fig. 12—16). Dasselbe geschieht natürlich auch am anstoßenden Ektoderm und weiter unten an der ganzen Körperwand. Auf diese Weise bleibt der Zuwachs an neuen Taschen und Septen auf die Ventralseite beschränkt. Das Wachsthum überhaupt erstreckt sich aber natürlich auf die ganze Larve und ist, abgesehen von seiner Unregelmäßigkeit, ein recht ansehnliches. Sie streckt sich dabei und wird walzenförmig.

Sowohl BOVERI wie VAN BENEDEN sprechen von einer paarweisen Entstehung der neuen Septen in der jeweiligen unpaaren ventralen Magentasche. Dies trifft aber nach meinen Erfahrungen an zwei verschiedenen Cereanthus-Arten nicht zu und geht auch aus keiner der bisher publicirten Abbildungen hervor; richtig ist nur, dass die

---

[1] Diese bereits so vielfach bestätigte Thatsache wurde neuerdings von VANHÖFFEN (54) für irrig erklärt, indem er aus der Länge der Septen einer bereits 19zähligen Arachnactis die zeitliche Reihenfolge der ersteren so konstruirte, dass, wenn man von der dorsalen Seite zu zählen anfängt, nach einander erschienen die Septenpaare: 4, 6, 5, 3, 2, 1, 7, 8 etc. Die »einfache Lösung« des Widerspruchs zwischen diesen Angaben und den Beobachtungen von VOGT, BOVERI, VAN BENEDEN u. A. findet VANHÖFFEN darin, dass diese Forscher fortgesetzt vorn und hinten mit einander verwechselt hätten. — Wenn es überhaupt nöthig ist, wird die folgende Darstellung der wirklichen Entwickelungsgeschichte von Cereanthus beweisen, dass VANHÖFFEN mit seiner so zuversichtlich vorgetragenen bloßen Vermuthung hinsichtlich dieses Vorganges sich selbst gründlich geirrt hat.

schon zur Seite gedrängten kürzlich entstandenen Taschen und Septen sich rechts und links zu symmetrischen Gegenstücken anordnen. Alle neuen Septen entstehen hoch oben in der zu theilenden Tasche und wachsen dann längs der Körperwand abwärts, dringen aber viel langsamer gegen den Schlund vor; desshalb erscheinen sie Anfangs neben ihm als freie Falten und erreichen ihn successiv von oben nach unten fortschreitend. So wird die Theilung einer Tasche oft erst abgeschlossen, nachdem daneben schon ein neues Septum angelegt ist. — Sobald ein Septum den Rand des Schlundektoderms an der Schlundpforte erreicht und sich mit ihm verbunden hat, zieht es von ihm eben so wie es von den zwei ersten Septen angegeben wurde, beim weiteren Wachsthum einen Ektodermstreifen (Filament) mit sich hervor. Längs den in Entstehung begriffenen Taschen ist das Ektoderm stets etwas verdickt; über ihnen bedeutet dies die Anlage des zugehörigen Tentakels.

In der folgenden Einzelbeschreibung werde ich zur leichteren Übersicht die verschiedenen Taschen durch Zahlen bezeichnen: die unpaar bleibende dorsale Richtungstasche mit 1, das sie rechts und links begrenzende Paar von Taschen mit 2, das folgende mit 3 u. s. f., wobei das rechte und das linke Stück jedes Paares durch r und l unterschieden werden. Jede unpaare ventrale Tasche erhält dieselbe Ziffer wie das durch Theilung aus ihm hervorgehende Paar. Die 6zählige Larve, von der wir ausgehen (vgl. Fig. 4), enthält also die Taschen: 1 (die dorsale, nach der zeitlichen Reihenfolge 6. Tasche), die Paare 2^r—2^l und 3^r—3^l (die vier ersten Taschen) und die ventrale Tasche 4 (nach der zeitlichen Reihenfolge die 5. Tasche).

Das erste neu hinzukommende Septum entsteht, wie wir sahen, in 4, die dadurch Anfangs genau halbirt erscheint; 4^r und 4^l umfassen dann schon die anstoßende Schmalseite des Schlundes (Fig. 2, 3). Aber bevor noch dieses Septum die Schlundpforte erreicht hat, ja meist schon im ersten Anfange der Septenbildung, wölbt sich die linke Taschenhälfte (4^l) unter entsprechender Verdickung des Ektoderms stärker nach außen vor, so dass, wenn durch die Halbirung ein diametraler Gegensatz in der Richtungsebene (unpaare 1, paarige 4), also eine Bilateralsymmetrie mit einer Medianebene gegeben erscheint, auf der anderen Seite anerkannt werden muss, dass das Übergewicht von 4^l die spiegelbildliche Gleichheit bis zu einem gewissen Grade wieder aufhebt. Dies steigert sich bald darauf durch das Auftauchen eines neuen Septums, das wie ein seit-

licher Auswuchs des vorhergehenden in die kleinere Tasche 4^r hineinragt (Fig. 8, 9). Je weiter dieses neue Septum auswächst, desto mehr entfernt es sich vom vorausgehenden, so dass zwischen beiden eine unpaare Tasche 5 hervortritt, die allmählich ganz in die Richtungsebene rückt, wobei auch 4^r und 4^l sich ausgleichen (Fig. 10). Diese neueste Theilung ist also, ungleich der früheren Halbirung von 4 in 4^r und 4^l, vielmehr eine Abspaltung einer unpaaren 5 von 4^r, merkwürdigerweise gerade des kleineren Paarlings. Die Folge davon ist ein 8zähliger Bau der Larve, der nicht nur die vorher bestandene Asymmetrie von rechts und links, sondern, so weit es sich um Zahl und Lage der Taschen handelt, auch die frühere Bilateralsymmetrie beseitigt und gewissermaßen einen richtigen (biradialen) Strahltypus wieder hergestellt hat (Fig. 12, 13).

Für die folgenden Stufen kann ich mich kurz fassen, da sie in der That nur eine Wiederholung des beschriebenen Überganges vom 6zähligen zum 8zähligen Bau, mit den entsprechend veränderten Zahlen, sind. Während der Halbirung von 5 wächst die linke Hälfte schneller (Fig. 14), und die Egalisirung von 5^r und 5^l ist auch nach dem Erscheinen von 6 (in 5^r) noch nicht erreicht, so dass 5^r noch immer hinter 5^l zurücksteht (Fig. 15, 16). Bei der Theilung von 6 ist die linke Hälfte bereits so weit über die rechte Hälfte hinausgewachsen, dass in den höheren Querdurchschnitten, die 6^l schon voll treffen, 6^r noch gar nicht zum Vorschein kommt (Fig. 18). Endlich ist auch die Entwickelung von 7 von denselben Erscheinungen begleitet: es wird in 6^r angelegt, bevor die Halbirung von 6 vollendet ist (Fig. 19, 20, 28), und 6^l überwiegt alsdann so sehr, dass es in der Nähe des Mundrandes über dem zurückgebliebenen 6^r wie ein unpaares Stück zwischen 5^r und 5^l erscheint (Fig. 18, 25—28). Mit anderen Worten: die neuen Septen und Taschen entwickeln sich so ungleichmäßig, dass in den verschiedenen Höhen derselben Schlundregion nicht nur ihre Zahl, sondern auch ihre Bedeutung als paarige oder unpaare Bildung, und folglich die ganze Orientirung wechselt.

Diese Entwickelung der Septen habe ich an meinen Larven ohne Ausnahmen angetroffen, auch an den beiden Exemplaren der Art *b*. Die von anderen Forschern (Vogt, Boveri, Wilson, McMurrich, Vanhöffen) gebrachten Abbildungen einzelner Entwickelungsstufen bestätigen meine Darstellung; nur die von van Beneden abgebildete 8zählige Larve — weiter reichen seine Beobachtungen nicht — lehrt, dass dort das achte Septum nicht in 4^r, sondern in 4^l ent-

standen, und 4^r die größere Hälfte von 4 war. Nach Allem scheint aber eine solche Umkehrung selten zu sein.

Die Tentakelbildung schließt sich in ihrer Zeitfolge durchaus der Taschenbildung an mit der Maßgabe, dass die Tentakeln erst über denjenigen Taschen hervorwachsen, die schon bis zu einem gewissen Grade ausgebildet sind. Doch ist schon vorher in der beschriebenen frühzeitigen Verdickung des Ektoderms über den in der Entstehung begriffenen Taschen ein Vorbote der Tentakelbildung nicht zu verkennen. Aus den Bildern KOWALEWSKY's entnehme ich, dass die vier ersten Tentakel über 2^r—2^l und 3^r—3^l gleichzeitig und sofort nach der Bildung dieser Taschen entstehen. Darauf erscheint in der Regel gleichzeitig mit der Tasche 5 der Tentakel 4^l, wodurch die angegebene Asymmetrie gesteigert wird; der Tentakel 4^r folgt bald nach, und um dieselbe Zeit kann nach meinen Beobachtungen schon der Richtungstentakel 1 hervorzuwachsen beginnen, wogegen BOVERI ihn erst bei 12zähligen Larven antraf. Auch die Tentakel 5^l und 6^l gehen ihren rechten Gegenstücken voraus: den Tentakel 6^l sah ich mehrmals in kurzer fingerförmiger Gestalt, während von 6^r noch keine Spur vorhanden war.

Wie regelmäßig das weitere Wachsthum der Tentakel mit dem eben beschriebenen Gang ihrer ersten Entstehung übereinstimmt, ersieht man am besten aus einer Reihe von Durchschnitten durch die Tentakel einer 11zähligen Larve von der Art *b*, indem jeder Tentakel ausnahmslos kürzer und schmäler bleibt als der ihm vorausgegangene (Fig. 21—27). In Folge der Parallele zwischen Taschen- und Tentakelbildung spiegeln jene Durchschnitte auch den Verlauf der Taschenbildung wieder, da aber die letztere immer voraus eilt, so stellen im vorliegenden Fall die Tentakel nach Zahl und Stellung — zwei Richtungs- und je vier seitliche Tentakel — einen biradialen Typus dar, die Taschen dagegen — eine unpaare (1) und fünf Paare — einen Bilateraltypus.

Die Mundtentakel entstehen bekanntlich zuerst über 3^r—3^l, worauf diejenigen über 4^r—4^l folgen; von den letzteren eilt ebenfalls das linke Stück voraus und bleibt das rechte Gegenstück oft recht bedeutend zurück. — Eine eigentliche Schlundrinne war an meinen ältesten Larven *a* noch nicht vorhanden; dafür war das Ektoderm am aboralen Pol bereits von einem Entodermzapfen durchbohrt, eine Afteröffnung aber noch nicht vorhanden.

Nach dieser Übersicht der Befunde aus der Entwickelungsgeschichte von Cereanthus drängt sich eine Reihe von Schlussfolgerungen auf, die für die Geschichte nicht bloß dieser Form, sondern weiter Kreise des Cnidarierstammes von Bedeutung sind. Als die charakteristischen Merkmale des Baues der Scyphopolypen sind zu nennen: 1) der central ins Innere hineinhängende Schlund, 2) die ihn im Kreise umgebenden Magentaschen mit ihren Septen und den Tentakeln, 3) die Fortsetzungen der Septen oder die Magenfalten mit ihren Filamenten. Schon dieser Bau an sich und gewisse entwickelungsgeschichtliche Befunde an verschiedenen Scyphopolypen machten es früher wahrscheinlich, dass der Schlund durch eine centrale Einstülpung des Prostomarandes oder eines homologen Theiles der Gastrulawand entstände, und dass der ihn alsdann kreisförmig umgebende Darmraum durch centripetal wachsende parietale Entodermfalten radiär eingetheilt werde. Cereanthus zeigt uns dagegen einen merklich abweichenden Entwickelungsverlauf.

Eine centrale Einstülpung des ganzen zweischichtigen Prostomarandes findet überhaupt nicht statt, sondern der prostomiale Ektodermring senkt sich, indem er sich zugleich in der zukünftigen Richtungsebene streckt, so ins Innere ein, dass seine zwei Schmalseiten am Außenektoderm hingleiten, seine zwei Breitseiten aber merklich davon abstehen, in welchen beiden Zwischenräumen die zwei primären entodermalen Magentaschen zurückbleiben (Textfig. 1). Das Eigenthümliche dieses Vorganges besteht also darin, dass die ersten Magentaschen ohne Vermittelung von entodermalen Septen und nur im Zusammenhange mit der Schlundbildung entstehen, und dass ferner der Schlund Anfangs nur in einer Kreuzachse vom Außenektoderm absteht, bezw. durch die beiden Magentaschen von ihm getrennt ist.

Eben so bemerkenswerth ist der weitere Entwickelungsverlauf von Cereanthus. Die zwei Richtungstaschen, die nach van Beneden's Beobachtung, die ich durchaus bestätigen kann, als selbständige Auswüchse des Urdarmes erscheinen, drängen den Schlund in der Richtungsebene vom Außenektoderm ab und schließen den Kreis der ihn umgebenden Magentaschen, indem sie sich rechts und links an die Seitentaschen anlegen. Die aus dieser Berührung hervorgehenden Richtungssepten erweisen sich daher als Folgeerscheinungen der Taschenbildung und nicht als die Urheber der Taschenvermehrung wie die seitlichen und alle folgenden Theilungssepten. Andererseits erhält der Schlund seine definitive centrale Lage wenigstens in der

Richtungsebene durch eine sekundäre passive Verlagerung (vgl. Textfig. 3). Es fragt sich daher, ob nicht auch bei der Entstehung des ersten Magentaschenpaares ganz ähnliche Beziehungen obwalten. Dass diese Taschen passiv durch die zwischen ihnen erfolgende Schlundeinstülpung hervorgerufen werden, ist an sich nicht wahrscheinlicher, als dass sie selbständig in die Höhe wachsen und dadurch den Schlund seitlich vom Außenektoderm abdrängen. Die Entwickelung der Richtungstaschen ist aber ein schwerwiegendes Indicium für das letztere, und die noch zu beschreibende Entwickelung anderer Aktinien (s. u.) wird eine volle Bestätigung dafür liefern.

Dies Alles widerlegt, zunächst für Cereanthus, auf das bündigste die vorhin erwähnte ältere Vorstellung, dass der Schlund sich central einstülpt und die Magentaschen von Anfang an durch Theilungssepten in einem kontinuirlichen peripharyngealen Darmraum hergestellt werden. Der gesammte grundlegende Bau unseres Polypen lässt sich vielmehr auf zwei von einander unabhängige, aber in einander greifende Vorgänge zurückführen: die Einstülpung des Schlundes und das entgegengesetzte Wachsthum der zwei ersten Magentaschen und beider Richtungstaschen. Ohne diese Taschen würde der Schlund von Cereanthus, eben so wie bei anderen, über den Cnidariern stehenden Thieren glatt in den entodermalen Urdarm übergehen; ihr peripherisches Hinaufwachsen zwängt ihn in ihre Mitte und vollendet so den besonderen Bau der Scyphopolypen, dessen allgemeinere Bedeutung sich darin ausspricht, dass er in den jungen Scyphostomen, den Larven der Scyphomedusen, sich genau wiederholt.

In ganz anderer Weise als die vier besprochenen Magentaschen von Cereanthus entstehen alle seine übrigen Magentaschen, nämlich durch centripetal einwachsende Entodermfalten in schon vorhandenen Taschen. Dieser Unterschied fällt mit der Thatsache zusammen, dass die vier erstgenannten Taschen sich als die ursprünglichsten ergeben. Für das erste Taschenpaar ist dies selbstverständlich; dass dieses dann durch je ein Theilungsseptum halbirt wird, bevor noch die beiden Richtungstaschen entstanden sind (Textfig. 2), erklärt sich sehr leicht durch eine Verschiebung in der Zeitfolge der Septenbildung, die, wie wir sehen werden, in der Entwickelung der übrigen Zoantharien eine so große Rolle spielt, und kommt ferner gar nicht in Betracht gegenüber der Bedeutung der beiden Richtungstaschen für den allgemeinen Bau des Cereanthus und der Scyphopolypen überhaupt. Nachdem durch den Schlund und die zwei ersten Taschen eine bestimmte erste Anordnung hergestellt ist, die aber noch nicht

den Typus des Scyphopolypen wiedergiebt, wird durch die Halbirung dieser Taschen daran nichts wesentlich geändert, da die Lagebeziehungen der vier Seitentaschen zur Richtungsebene und zum Schlunde dieselben bleiben wie die Lagebeziehungen der zwei ersten Taschen. Erst mit dem Erscheinen der beiden Richtungstaschen wird jene Anordnung in jene aller Scyphopolypen übergeführt, indem der Schlund in seine definitive centrale Lage innerhalb eines geschlossenen Kreises von peripherischen Darmabschnitten hineinrückt.

Die zwei ersten Magentaschen überhaupt und die zwei kreuzweise zwischen sie sich einkeilenden Richtungstaschen sind nebst dem Schlunde die unentbehrlichen und daher ursprünglichen Grundlagen des Scyphopolypenbaues von Cereanthus, wogegen die zwei ersten Halbirungssepten wie alle folgenden Vermehrungen der Septen und Taschen nur sekundäre Sonderungen innerhalb jener Grundform darstellen. Jene vier peripharyngealen Ausstülpungen des Urdarmes (zwei Seiten-, zwei Richtungstaschen) sind daher als primäre Magentaschen zu bezeichnen und grundsätzlich von den übrigen oder sekundären Magentaschen zu trennen, die allein der Vorstellung entsprechen, die bisher für die gesammte radiäre Gliederung der Scyphopolypen maßgebend war. Wie die Magentaschen können auch die zugehörigen Septen als vier primäre (Richtungssepten) und folgende sekundäre unterschieden werden.

Da die Scyphopolypenform erst mit der vollständigen centralen Lage des Schlundes erreicht ist, bezeichnet das Stadium mit vier primären Taschen die älteste Scyphopolypenform in der Stammesentwicklung von Cereanthus.

Eine zweite Reihe von Schlussfolgerungen betrifft die Grundform im Sinne der Orientirung, die in der Entwickelung von Cereanthus zu Tage tritt. Im Allgemeinen wird angenommen, dass die Scyphopolypen entweder einen radialen, bez. biradialen oder einen bilateralen Bau haben, und dass der letztere namentlich während ihrer Entwickelung vorherrsche. Für Cereanthus insbesondere gilt die Bilateralsymmetrie als die ausschließliche Grundform. Dies lässt sich aber mit den angeführten Beobachtungen seiner Entwickelung nicht ohne Weiteres in Einklang bringen.

Dass Cereanthus bis zur vollendeten 4zähligen Larvenform, abgesehen von unbedeutenden Größenverschiedenheiten der Taschenpaare 2 und 3, strahlig gebaut ist, unterliegt keinem Zweifel (vgl. Fig. 1). Daran wird auch durch die genauere Bezeichnung dieses

Baues als eines biradialen nichts Wesentliches geändert; denn beide Formen haben dieselbe Art der Orientirung durch kongruente Gegenstücke mit einander gemein (vgl. 22 II, p. 71). Dagegen soll nach VAN BENEDEN mit dem Erscheinen der ventralen Richtungstasche (4), während das dorsale Gegenstück 1 noch fehlt, in den Cereanthuslarven eine Bilateralform geschaffen werden; und während 1 entsteht, beginnt thatsächlich die Theilung von 4, so dass die Ausgleichung jenes ersten Gegensatzes verhindert und die Bilateralsymmetrie gewissermaßen erneut wird (Fig. 2—4). Kaum eingeleitet wird aber diese Orientirung dadurch wieder in Frage gestellt, dass 4^l stärker wächst und früher einen Tentakel entwickelt als 4^r, in welcher Tasche darauf das neue Septum einen weiteren Unterschied gegen die linke Seite hervorruft (Fig. 8, 9). Und sobald diese Störung durch eine gewisse Egalisirung von 4^r und 4^l und durch das Einrücken von 5 in die Richtungsebene beseitigt erscheint, hat sich die Bilateralsymmetrie gleichzeitig in eine biradiale Anordnung verwandelt, indem an beiden Enden der Richtungsebene je eine unpaare Tasche (1 und 5) liegt (Fig. 10, 12). Will man dagegen einwenden, dass ja 4^r und 4^l viel kleiner sind als die anderen seitlichen Taschenpaare 3^r—3^l, 2^r—2^l, und dadurch immerhin eine bloß spiegelbildliche Gleichheit beider Körperhälften begründet ist, so erwiedere ich, dass auch die Egalisirung von 4^r und 4^l noch lange nicht vollkommen erreicht ist, was die Tentakel selbst einer älteren Larve noch beweisen (vgl. Fig. 13, 21), und daher die Bilateralsymmetrie genau genommen eben so wenig zutrifft. Es ist aber nach der vorausgeschickten Beschreibung leicht zu ersehen, dass die angegebenen Störungen jeder regelmäßigen Grundform in der Folge sich noch stärker geltend machen, und dass *in Wirklichkeit die Cereanthuslarven die bilaterale Grundform so wenig wie die bilaterale ganz rein wiedergeben.*

Es liegt hier natürlich der Einwand sehr nahe, dass eine solche Auffassung zu kleinlich sei, da die aufgezählten Unregelmäßigkeiten stets nur vorübergehende sind und daher unbeachtet bleiben könnten. Ich muss dagegen hervorheben, dass sie keineswegs zufällige, sondern offenbar ererbte und fixirte Erscheinungen sind und durch das ganze Leben des Cereanthus sich erneuern. Auf der anderen Seite zweifle ich nicht daran, dass dieser Unregelmäßigkeit ein durchaus regelmäßiger Entwickelungsverlauf bei den Vorfahren unseres Thieres vorausging. Denkt man sich also die Unregelmäßigkeit aus der gegenwärtigen Einzelentwickelung des Cereanthus eliminirt, so erhält

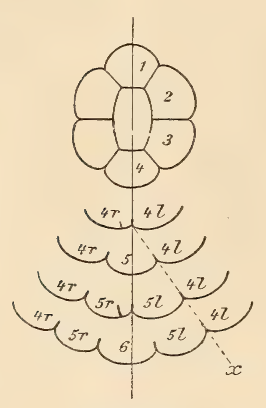
man nicht etwa, wie wenn es sich um unwesentliche Zufälligkeiten handelte, ein klareres Bild dieser selben Entwickelung, sondern jenen ursprünglichen, regelmäßigen Entwickelungsverlauf der nächsten Vorfahren. Und eine solche Untersuchung ist allerdings für die Beurtheilung der Entwickelungserscheinungen der lebenden Cereanthiden ganz unerlässlich.

Ich lege dabei kein sonderliches Gewicht auf die zeitliche Differenz in der Entstehung beider Richtungstaschen: denn dieselbe Differenz zeigt sich auch ganz beständig in der Entwickelung der entsprechenden Magentaschen in der Scyphula, der jüngsten Larvenform der Scyphomedusen, ohne dass Spuren davon in den späteren Stadien zurückbleiben (24, Fig. 23). Ich halte daher diese Erscheinung bei Cereanthus, die zudem von so kurzer Dauer ist, für belanglos, und in Folge dessen für statthaft, von einer *radialen 6zähligen Larve* als einem Abbild einer gleichen Vorfahrenform zu sprechen. Auch der darauf folgende einseitige, ventrale Zuwachs an Septen und Taschen braucht nicht nothwendig eine wirkliche Bilateralform im Gefolge zu haben, indem die jeweiligen neuen Glieder in ihrer Zahl und Lage, sowie durch rasche Ausgleichung mit den älteren Gliedern sich sehr wohl dem radialen Bau anpassen können (s. u.). Dagegen zeigt der Verlauf dieses Zuwachses bei Cereanthus im Einzelnen unzweifelhaft bilaterale Bilder, die näher zu untersuchen sind.

Dabei sollen, wie bemerkt, vor Allem die beschriebenen quantitativen Ungleichheiten von rechts und links hinweggedacht werden, so dass nur noch Zahl und Lage der Taschen maßgebend bleiben. Unter dieser Voraussetzung würde nach dem biradialen 6zähligen Stadium das 7zählige Stadium mit der halbirten Richtungstasche 4 gegenüber der ungetheilten dorsalen Richtungstasche 1 eine unverkennbare Bilateralsymmetrie darstellen (Fig. 2, 3). Sobald sich aber die unpaare Tasche 5 zwischen das Paar 4^r—4^l einschiebt, tritt eben so bestimmt an Stelle jener Symmetrie wieder eine biradiale Form (Fig. 12). Und jede weitere Halbirung der jeweiligen unpaaren ventralen Tasche und Einschiebung einer neuen unpaaren Tasche hat denselben Erfolg: die 6—8—10—12 . . . . zähligen Larven müssten daher als biradiale, die 7—9—11 . . . . zähligen als bilateral-symmetrische betrachtet werden. Es fehlt also nicht nur eine einheitliche Grundform, sondern der beständige Wechsel zweier entgegengesetzter Grundformen kann auch nicht einen regelmäßigen ursprünglichen Zustand darstellen. Dieser Widerspruch löst

sich aber bei genauerem Hinsehen in einfacher und befriedigender Weise.

Die Tasche 5 und jede folgende unpaare Tasche entsteht nämlich nicht wirklich zwischen dem vorausgehenden Paar, sondern stets in einer Hälfte desselben, in der Regel rechts von der Richtungsebene und dem unpaaren Septum. Daraus folgt, dass von der siebenzähligen Larve mit dem Taschenpaar 4^r—4^l angefangen, der gesammte Zuwachs an Taschen, Septen und Tentakeln ausschließlich auf eine ursprüngliche Hälfte der Larve entfällt[1], also überhaupt nicht als ein ventraler, sondern nur als ein durchaus asymmetrischer aufgefasst werden kann. Dies wird dadurch verdeckt und in eine rein äußerliche Regelmäßigkeit gebracht, dass jede neue unpaare Tasche aus ihrer Lage neben der Richtungsebene sich alsbald in die letztere verschiebt, wobei das unpaare Septum, in dem die Richtungsebene vorher auslief, ebenfalls zur Seite geschoben wird (Textfig. 5). In der That liegt also die Sache so: die unpaaren ventralen Taschen, durch deren Halbirung die eben beschriebenen bilateralen Bilder entstehen, gehen selbst aus asymmetrischen Anlagen hervor, die erst nachträglich zurechtgeschoben werden; jene intermittirenden Bilder sind also die Folge von beständig wiederholten Korrekturen einer eben so oft wiederkehrenden Asymmetrie. Oder mit anderen Worten: die genannte Bilateralsymmetrie in Folge der Halbirungen entwickelte sich erst in asymmetrisch abgeänderten Formen, hat daher mit einem ursprünglichen regelmäßigen Zustand nichts zu thun und stellt, was schon das intermittirende Auftreten andeutete im Grunde bloß eine gelegentliche Begleiterscheinung dar.

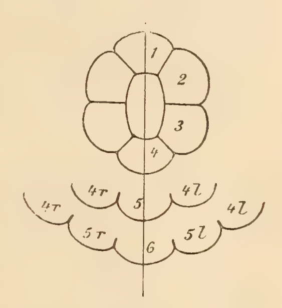


Textfig. 5.
Schema der wirklichen Septen- und Taschenvermehrung von Cereanthus. *x*, scheinbare ursprüngliche Richtungsebene.

Dies ändert sich auch keineswegs, wenn man jene Asymmetrie in der Entstehung der unpaaren ventralen Taschen zu eliminiren, d. h. den ursprünglichen symmetrischen Vorgang zu eruiren sucht. Sie äußert sich darin, dass jede unpaare Tasche rechts von der

[1] Es ist dabei ganz gleichgültig, ob bei der einseitigen Entstehung der unpaaren Taschen ein Wechsel von rechts und links eintritt (s. p. 303); denn die erste derart entstandene Tasche entscheidet, wie man aus der Textfig. 5 leicht verstehen wird, unter allen Umständen für alle folgenden.

Richtungsebene und dem unpaaren Septum entsteht; dabei muss man sich aber erinnern, dass die links vom unpaaren Septum gelegene Tasche Anfangs die rechte an Größe überwiegt, sie also offenbar aus ihrer ursprünglichen Lage verdrängt hat (s. o. und Fig. 8, 9, 18—20). Sobald man sich daher diese sekundär erworbene Ungleichheit hinwegdenkt, rückt natürlich das unpaare Septum nach links hinüber und die erste Anlage der unpaaren Tasche in die Richtungsebene (Textfig. 6). Daraus folgt, dass das unpaare Septum früher gar keine Halbirung ausführte, sondern als linksseitige Bildung in einer symmetrischen Form ein rechtsseitiges Gegenstück haben musste. Dies ist nun zweifellos das in den gegenwärtigen Cereanthuslarven stets später erscheinende rechte Septum der neu entstehenden unpaaren Tasche, das also nur zeitlich vorgerückt gedacht zu werden braucht, um die gesuchte vollständige Symmetrie zu erhalten.



Textfig. 6.
Schema der ursprünglichen Septen- und Taschenvermehrung von Cereanthus.

Durch diesen ganz natürlichen Gedankengang kommt man zu der Vorstellung, dass jede gegenwärtig zu beobachtende Halbirung einer ventralen Tasche, die darauf folgende einseitige Bildung einer neuen unpaaren Tasche und ihre nachträgliche Verschiebung in die Richtungsebene ursprünglich in einen Akt zusammenfielen, indem jede unpaare Tasche durch zwei gleichzeitig entstehende Septen sofort in drei neue Taschen zerfiel, 4 in 4^r—5—4^l, 5 in 5^r—6—5^l u. s. f. (Textfig. 6)[1]. Dabei blieb ununterbrochen eine unpaare Tasche an der Bauchseite zurück, in die die ursprüngliche Richtungsebene auslief, und die daher eben so beständig ein Gegenstück zur dorsalen Richtungstasche 1 bildete. Unter diesen Umständen fehlte natürlich damals der gegenwärtig stattfindende Wechsel der Grundformen, zugleich aber auch jede bilaterale Anordnung der Taschen und Septen: ihre beständige Grundform bei den nächsten Vorfahren der

[1] Eine solche Annahme ist nicht gleichbedeutend mit der Angabe einiger meiner Vorgänger, dass die Septen sich stets paarweise in der jeweiligen unpaaren Tasche vermehrten (s. o.). Denn dies ist in Wirklichkeit nicht der Fall, sondern kann nur für die Vorfahren der heutigen Cereanthiden angenommen werden. Und nur, indem man den gegenwärtigen und den früheren Entwickelungsverlauf aus einander hält, kann man zu einer richtigen Auffassung des ersteren gelangen.

Cereanthiden war eine biradiale, worauf erst in Folge neu erworbener Asymmetrie die beschriebene intermittirende und unvollständige Bilateralordnung hinzukam.

Damit ist allerdings das letzte Wort über die gesammte Grundform der Cereanthiden nicht gesprochen. Wenn nach den obigen Ausführungen die Taschen- und Septenordnung wesentlich eine asymmetrisch abgeänderte biradiale ist, wobei die gelegentlichen bilateralen Bilder nicht in Betracht kommen, so giebt es doch daneben andere ganz unverkennbare und dauernde bilaterale Erscheinungen in der Organisation von Cereanthus: die außerordentlich überwiegende dorsale Schlundrinne, wogegen die ventrale ganz unkenntlich bleibt (v. Heider), ferner die größeren dorsalen Taschen mit ihrer besonderen Tentakelordnung (vgl. Faurot u. A.), die einseitigen septalen Längsmuskeln (Carlgren) und die Verlängerung bloß des zweiten dorsalen Magenfaltenpaares bis zum Afterpol. Freilich gehören alle diese Erscheinungen der postlarvalen Zeit an, sind also ein späterer Erwerb, der die beschriebene biradiale Vorfahrenform nicht berührt; sie genügen aber, um den gegenwärtigen Cereanthiden ein durchaus bilaterales Aussehen zu verleihen. Und dennoch ist dadurch ihr bilateraler Bau nicht völlig einwandfrei festgestellt.

In demselben Maße, als sich diese bilateralen Bildungen entwickeln, nimmt die in der ersten Larvenzeit ziemlich vollständige Ausgleichung der ventralen Asymmetrie ab, so dass die neugebildeten rechtsseitigen Taschen sich immer unvollständiger in die Richtungsebene verschieben und endlich ein Überschuss der definitiven rechten Taschen entsteht. In dem von Wilson (57) abgebildeten Exemplar stehen 7 linke Taschen gegen 8 rechte, nach Cerfontaine (16) 11 gegen 12, nach Heider (31) 56 gegen 60, und ich selbst habe ganz ähnliche Verhältniszahlen bei erwachsenen Cereanthus membranaceus gefunden.

Diese Asymmetrie beider Körperhälften fällt freilich nicht so in die Augen, wie die vorhin genannten bilateralen Bildungen; es wäre aber willkürlich sie desshalb für belanglos zu erklären. Denn der schwächere Eindruck rührt nicht von einem geringeren Maß der Differenz her, sondern nur von ihrer geringeren Kenntlichkeit für unser Auge, das ja die schwächeren und vollkommener ausgeglichenen Asymmetrien der jungen Larven deutlicher sieht. Es bleibt daher die Thatsache bestehen, dass der Gesammtbau von Cereanthus trotz sehr auffälliger einzelner Bilateralbildungen im Grunde genommen ein entschieden asymmetrischer ist.

Die Untersuchung über die Grundform der Cereanthiden lehrt, dass sie eine merkwürdig komplexe ist, und nur in ihrer stammesgeschichtlichen Entstehung richtig gewürdigt werden kann. Ich fasse daher meine Ergebnisse in einer historischen Reihe zusammen.

1) Die Vorfahren der Cereanthiden waren vollkommene Strahlformen, in letzter Linie Scyphopolypen mit vier primären Magentaschen, gleich einem 4zähligen Scyphostoma.

2) Dieser vierzählige Polyp erwarb zunächst die zwei seitlichen Theilungssepten (6zähliger Typus), woran sich wahrscheinlich der einseitige ventrale Zuwachs der Septen, aber ohne eine eigentliche bilaterale Anordnung anschloss.

3) Auch die folgende Abänderung bestand keineswegs in einem direkten und vollständigen Übergang zur Bilateralsymmetrie, sondern in der Fixirung von Asymmetrien, die theils selbst gewisse intermittirende, also nur scheinbare bilaterale Bildungen der Larven hervorriefen (Taschenordnung), theils neben wirklichen bilateralen Bildungen (Schlundrinne, Septalmuskeln etc.) je länger, desto mehr zunahmen.

4) Die Cereanthiden sind folglich asymmetrisch abgeänderte Strahlformen, in denen gewisse unverkennbare Ansätze zur bilateralen Umbildung nicht zur Herrschaft gekommen sind.

Anhang: Über die Cereanthidenlarven *b* und einige Lebenserscheinungen der Art *a*.

Die zwei von mir erwähnten Larven *b* (s. p. 293), die nach ihrem allgemeinen Bau unzweifelhaft einer Cereanthidenart angehören, aber sich in mehreren Stücken ganz präcis von den bisher beschriebenen Cereanthidenlarven *a* unterscheiden, fallen schon äußerlich dadurch auf, dass sie verhältnismäßig viel kleiner und undurchsichtig sind (Fig. 21—28). Ihre schon beschriebenen Tentakel (s. p. 304) waren an den konservirten Thieren gerade aufgerichtet und nicht breit gespreitzt wie bei den gewöhnlichen Larven *a*. Beide Körperschichten sind sehr dick, was namentlich am septalen Entoderm ganz ungewöhnlich erscheint. Mund und Schlund sind längs der Septenansätze regelmäßig tief eingekerbt (Fig. 26—28); am Mundrande gehen diese Kerben in die Rinnen zwischen den zusammengedrängten Tentakelbasen über, und da habe ich es einmal beobachtet, dass von einer solchen über einem Septum verlaufenden Peristomrinne sich ein konischer Zapfen zwischen die beiden Blätter des Septum

hinabsenkte, freilich nur bis zu einer geringen Tiefe, aber immerhin mit dem Erfolge, dass er das Septum gegen die angrenzenden Taschen vorwölbte (Fig. 27 *st*). Eine solche Bildung ist für die weitere Entwickelung der Larve sicherlich von keiner Bedeutung, um so mehr aber in einer anderen Richtung, worauf ich später zurückkomme.

Die Anordnung der Septen unserer beiden Larven war dieselbe wie bei den gleich alten 11- und 12zähligen Exemplaren der anderen Art. Die dorsalen Richtungssepten und die jüngeren ventralen Septen hörten an der Schlundpforte auf, setzten sich also in keine Magenfalten fort. Der sogenannte Nahrungsdotter fehlte ganz, dagegen besaß gerade das etwas jüngere, 11zählige Exemplar schon einen After.

Zum Unterschied von den gewöhnlichen Cereanthuslarven *a* sind die Längsmuskeln dieser Larven *b* sehr deutlich entwickelt. Das innere Drittel des Ektoderms besteht aus einer fein granulirten, kernlosen und sich wenig färbenden Masse, an deren Rande sich die Muskulatur befindet, eine dichte Reihe von glänzenden Fibrillen. Von den Tentakeln her setzt sich diese Schicht einmal in die Körperwand fort, und dann in das Peristom, d. h. in die erwähnten Rinnen zwischen den Tentakeln, wo man die Fibrillen von einer Tentakelbasis zur anderen, also horizontal verlaufen sieht. In einem tieferen Niveau beginnt die entodermale Längsmuskulatur der Septen. In jedem der drei ältesten Septenpaare befindet sich eine relativ starke, sich lebhaft färbende Stützlamelle, die auf einer Seite gegen das Entoderm geradlinig abgegrenzt ist, auf der anderen Seite aber einen eben so zackigen Rand besitzt wie die Innenseite des Ektoderms und ebenfalls mit glänzenden Muskeldurchschnitten besetzt ist. Diese septalen Längsmuskeln liegen auf den von der dorsalen Richtungstasche und Schlundrinne abgewandten Seiten der septalen Stützmembranen (s. p. 296).

Trotzdem ich in den gewöhnlichen Cereanthuslarven *a* septale Muskeln weder auf Quer- noch auf Längsdurchschnitten zu erkennen vermochte, ist doch an der aktiven Bewegungsfähigkeit ihrer Septen und Filamente nicht zu zweifeln. Ich schließe dies besonders aus einigen Befunden an solchen Exemplaren, die nicht lange nach der Aufnahme einer Beute abgetödtet waren. Eine 8zählige Larve hatte einen Copepoden halb verschlungen, so dass er mit dem Hinterkörper noch aus dem übermäßig erweiterten Munde hervorragte, während die andere Hälfte sich im Schlunde und Magen befand

und dort auch schon theilweise zerfallen, aufgelöst war. Der Krebs füllte aber den Schlund nicht aus, sondern daneben lag eines der beiden Hauptfilamente (erstes Paar von Theilungssepten) in der Weise, dass es durch die ganze Breite des Schlundes sich mit konvexer Krümmung in den Krebs hineingedrückt hatte. Dieselbe Lage hatte es auch noch im Magen. Die zweite Magenfalte desselben Paares war von dort an, wo ihre Verdickung gegen den Rand hin beginnt, scharf gegen die Körperwand umgebogen und durchbohrte sie, so dass der größte Theil des Randes mit dem Filament außerhalb der Larve hing (Fig. 17). In dem kleinen Loch der Durchbohrung war das Organ zu einem dünnen Stiel zusammengedrückt.

Ich kann mir nun nicht denken, dass die beiden Magenfalten und Filamente in die beschriebene Lage rein passiv hineingerathen sind, und nehme vielmehr an, dass während des Ergreifens und Schluckens der Beute, wobei die Hauptaktion den Tentakeln und der Körperwand zufällt, auch die zwei großen Magenfalten mit ihren Filamenten in lebhafte Bewegungen geriethen, worauf die eine sich in den Schlund und zugleich in den Krebs hineinzwängte und die andere genau so wie die Acontien der Aktinien nach außen geschleudert wurde. Die Bedeutung dieses letzteren Vorganges dürfte keine andere sein als bei den erwachsenen Aktinien: es ist eine mehr oder weniger spontane Reaktion auf starke äußere Reize, wobei jedoch die Durchbohrung selbst noch einer Aufklärung bedarf, da mir von ständigen Cincliden bei Cereanthus nichts bekannt ist und die kleine Öffnung während der Durchbohrung bedeutend größer gewesen sein muss. Die Bewegung der anderen Magenfalte ist eben so wenig eine ziellose. Denn durch ihre Anlagerung an die abgestorbene und zerfallende Beute wird der eigentliche Ernährungsakt, die Überführung kleiner Brocken in das Epithel, sehr befördert. Dies ersehe ich aus den folgenden Beobachtungen.

An allen mit zerfallender Beute oder mit Nahrungsresten gefüllten Larven ist das Entoderm von dunklen, sich lebhaft färbenden Brocken durchsetzt, die durch ihr homogenes Aussehen, ihre ganz unregelmäßige Größe und Gestalt vollkommen mit dem im Magen befindlichen Detritus übereinstimmen und eben die aufgenommene in Verdauung begriffene Nahrung darstellen. Ich finde diese Einschlüsse an den verschiedensten Stellen des Entoderms, auch in den Tentakeln, aber nirgends in so reichem Maße wie in dem entodermalen Randpolster der großen Magenfalten, das in der angegebenen Weise mit der Beute in Berührung kommt. Es dürfte also dieses

Randpolster in erster Linie dazu bestimmt sein, die Aufnahme der Nahrung mitten im Magen und im Schlunde, von wo sie leicht hinausgespült werden könnte, zu sichern; das Ektoderm der Filamente und des Schlundes betheiligt sich an dieser Nahrungsaufnahme nicht, wie dies schon WILLEM (56) angegeben hat.

II. Die Entwickelung von Cereactis aurantiaca und anderen Aktinien.

Mein Material umfasste die Entwicklungsstufen der Cereactis aurantiaca von der Keimschichtung an bis zum Ende des 8zähligen Stadiums, ferner 8—24zählige Larven von Heliactis bellis und Bunodes gemmacea, endlich eine Anzahl älterer Larven einer unbestimmten Aktinie von Corfu. Die Cereactis und Heliactis erhielt ich aus Neapel, Bunodes aus Rovigno; diese Embryonen und Larven wurden sämmtlich den Mutterthieren entnommen. Die Larven von Corfu fand ich frei im Wasser. Wie aus dem Gesagten hervorgeht, stellte ich meine Beobachtungen hauptsächlich an Cereactis an; die übrigen Aktinien ergänzten sie bloß in den späteren Stadien.

1. Die Gastrula.

Die jüngsten meiner Cereactis-Embryonen befanden sich im Stadium einer einfachen Sterrogastrula, die sich aber äußerlich durch kein einziges sicheres Merkmal orientiren ließ. Bei dem Mangel eines offenen oder sonst kenntlichen Prostoma hätte nur noch die Gestalt über die beiden Pole der Gastrula (Scheitel-, Prostomialpol) orientiren können. Aber abgesehen davon, dass unsere Embryonen häufig kugelig sind, fällt in den übrigen ovalen Individuen die Hauptachse der Gastrula, die jene beiden Pole verbindet, nicht etwa stets mit dem längsten Durchmesser des Ovals, sondern eben so oft mit irgend einem queren Durchmesser desselben zusammen, so dass die äußere Gestalt über die einzuhaltende Schnittrichtung keine sichere Auskunft giebt. Erst an den Durchschnittsserien solcher Gastrulae kann man eine Polarität der letzteren daran erkennen, dass die Keimschichten an zwei einander entgegengesetzten Seiten verschieden sind, die sich in der Folge als die apicale oder aborale und die prostomiale oder orale herausstellen. Indem ich nun die Embryonen, so weit es anging, stets rechtwinkelig zum längsten Durchmesser zerlegte, erhielt ich neben etwas schrägen und queren Durchschnitten der Gastrula auch solche, die mehr oder weniger genau parallel zu ihrer Hauptachse verliefen, also ihre beiden verschiedenen Pole gleichzeitig trafen.

Auf solchen Durchschnitten unterscheidet man drei verschiedene Gewebe: das Ektoderm, das Entoderm und den Nahrungsdotter. Das Ektoderm ist von der zweiten Keimschicht scharf gesondert, an der oralen Seite verdickt und gegenüber ein dünnes Plattenepithel (Fig. 29). Die Sonderung des Entoderms vom Nahrungsdotter war ebenfalls überall kenntlich, aber noch nicht bis zu der scharfen Trennung durchgeführt wie zwischen den beiden epithelialen Schichten, wie denn überhaupt die Entwickelung der primären Keimschichten nicht selten über die Gastrulationsperiode hinausgeht. Immerhin wird sie am natürlichsten hier abzuhandeln sein.

Der indifferenteste, also auch ursprünglichste Zustand des Ektoderms unserer Embryonen findet sich in den dünnsten Stellen der äquatorialen und der aboralen Region. Die Zellen dieses Plattenepithels erscheinen, von der Fläche (in Tangentialschnitten) gesehen, polygonal rundlich, mit einer dichten Zone von Dotterkörnern um den Kern (Fig. 30); im senkrechten Durchschnitt zeigen sie in Folge der Verdünnung gegen den Rand hin die bekannte Spindelform (Fig. 31 *ek'*). Im Übergange zu der oralen Hälfte werden die Ektodermzellen dicker auf Kosten ihrer Breite, und bis zum Umkreis des Mundpols schreitet diese Formveränderung so weit fort, dass sie dort zu Cylinderzellen geworden sind (Fig. 31, 32). Damit geht die Auflösung und der Schwund der Dottersubstanz und eine Art von Vacuolisirung der Zellen Hand in Hand. In den Vacuolen, die nach innen bis zur Grundfläche der Zellen reichen, nach außen aber und oft auch seitlich eine deutliche Rindenschicht des Protoplasma frei lassen, liegen häufig dieselben großen Kerne wie in den Plattenzellen; zwischen den Vacuolen und in der Außenrinde befinden sich in großer Zahl kleine, sich lebhaft färbende Kerne (Fig. 31 *y*). Später sieht man diese Kerne in dünnen Zellen liegen, die sich durch die ganze Dicke des Ektoderms erstrecken und die Vacuolen mit ihren großen runden Kernen zusammenpressen (Fig. 32). Auch an den ältesten 8zähligen Cereactislarven habe ich ein wesentlich anderes Bild des Ektoderms nicht gesehen; über die Entstehung der kleinen Kerne und ihrer Zellen gelang es mir aber nirgends völlige Klarheit zu gewinnen.

Im weiteren Verlauf der Entwickelung breitet sich die eben beschriebene Umbildung des ursprünglichen Ektoderms bis zum aboralen Pol aus, doch so, dass um den Mundpol stets eine verdickte Zone bestehen bleibt (Fig. 33 u. f.) und andererseits am aboralen Pol sich ebenfalls eine kleine hügelförmige Ektodermverdickung ent-

wickelt. Nach dem von mir allein benutzten konservirten Material zu urtheilen, entsteht das Wimperkleid dieser Embryonen an den metamorphosirten Zellen ihrer oralen Hälfte, bevor die aborale Hälfte dieselbe Verwandlung erfahren hat; dieser Zustand einer mehr oder weniger halbseitigen Bewimperung dauert aber nicht lange.

Das Entoderm tritt ebenfalls als ein dünnes Plattenepithel auf, dessen Zellen sich darauf verdicken und zusammenschieben, um zuletzt in ein Cylinderepithel überzugehen (Fig. 31, 32). Dieses verdickt sich an denselben Stellen wie das Ektoderm zu einer stärkeren oralen und aboralen Platte und dehnt sich im weiteren Verlauf der Entwickelung so sehr aus, dass es sich in zahlreiche radiär gestellte Falten legt (Fig. 61, 73—75). Neben den großen Kernen des ursprünglichen Plattenepithels entwickeln sich im Entoderm eben so wie im Ektoderm zahlreiche kleine, durchweg chromatische Kerne (Fig. 32). Das Entoderm ist vom Ektoderm Anfangs nur durch einen spaltförmigen Zwischenraum getrennt; an seine Stelle tritt aber noch während des Gastrulastadiums die feste, sich intensiv färbende Stützlamelle.

Die von dem eben beschriebenen Darmblatt umschlossene centrale Masse des primären Entoderms besteht schon in den jüngsten von mir untersuchten Embryonen aus einem Syncytium mit den mehrfach erwähnten großen Kernen und schließt sich dem zweiten Keimblatt eng an (Fig. 31). In einzelnen Fällen sah ich aber dieses Syncytium in der Tiefe des Urdarmes in eine Masse von getrennten kugeligen Embryonalzellen übergehen; und da die nächstfolgende Metamorphose dieses ganzen Nahrungsdotters darin besteht, dass er sich unter Ablösung vom epithelialen Entoderm in eine flockige Masse verwandelt, in der die Kerne verschwinden, so ist das Syncytium nur der Übergang von den vollkommenen Embryonalzellen zu jener späteren Detritusmasse.

Diese Beobachtungen lassen sich mit den Angaben H. Wilson's über die Keimbildung der Koralle Manicina areolata (57) nicht wohl vereinigen. Dort entsteht ein im ganzen Umfange des Embryo gleich hohes Cylinderepithel, das unzweifelhaft das Ektoderm darstellt, aber noch bis nach der Einstülpung des Schlundes mit der inneren Keimmasse, einem Syncytium, das Entoderm und Nahrungsdotter ungesondert enthält, kontinuirlich zusammenhängt. Erst nachträglich löst sich das Ektoderm vom Syncytium ab, worauf die oberflächliche Schicht des letzteren sich als Entoderm absondert. Eine

solche den ganzen Embryo umfassende Syncytiumbildung ist zum mindesten sehr auffällig; auch kommt sie nach McMurrich (47) bei Rhodactis st. thomae nicht vor.

2. Die Entwickelung des Schlundes, der ersten Magentaschen und Magenfalten.

Die ersten Anzeichen der Schlundbildung sehe ich schon an der Gastrula. Das Centrum der oralen Ektodermplatte verdünnt sich, so dass die Oberfläche dort ein wenig einsinkt; die Zellen am Rande dieser Delle neigen sich diesen letzteren zu, wie es auch gleich darauf nach der wirklichen Einstülpung des Ektoderms zu sehen ist. In der Durchschnittsserie Fig. 33—38 sind eigentlich alle Stufen dieser Einstülpung und ihres Durchbruchs in den Urdarm zu sehen, da dieser Durchbruch nur an einer Stelle der Einsenkung vollzogen, daneben aber erst vorbereitet ist. Diese ist so flach, dass sie das darunter liegende verdickte Entoderm kaum merklich zurückdrängt, aber keinesfalls wirklich einbuchtet (Fig. 33); ihr Boden breitet sich vielmehr seitlich mit zugeschärftem Rand über das Entoderm aus, worauf beide an einander gepresste Epithelien mit einander verschmelzen (Fig. 34). Der Durchbruch dieser Schlundeinstülpung erfolgt in der Weise, dass die Mitte der verschmolzenen Partie sich in einen Zellenbrei gleich dem Nahrungsdotter auflöst, um darauf zu verschwinden; die im Umkreise dieses Durchbruchs verschmolzenen Ränder des Schlundektoderms und des Entoderms bleiben aber intakt und bilden eine verdickte Ringfalte (Fig. 35). Die von ihr umschlossene Öffnung ist Anfangs ziemlich weit und annähernd kreisförmig (Fig. 55), verengt sich aber sehr bald zu einer äußerlich nicht mehr wahrnehmbaren Spalte (Fig. 49, 54).

Die Verschmelzung beider Keimschichten in der Ringfalte ist derart, dass ihre Ränder unmittelbar in einander übergehen, eine glatt fortlaufende Epithelschicht bilden; eine scharfe gewebliche Grenze zwischen ihnen konnte ich nicht wahrnehmen, sondern nur einen solchen kurzen Übergang, wie er in allen solchen Fällen bei anderen Thieren bekannt ist. In der Folge rückt das Ektoderm über die Ringfalte hinaus vor, indem es an die Stelle des von ihm zurückweichenden, dem Außenektoderm anliegenden »parietalen« Entoderms tritt; keineswegs wächst es aber von der Ringfalte aus gleich als ein frei in den Darmraum hineinragender Cylinder aus. Vielmehr greift nach der ersten Anlage des Schlundes in Form der

beschriebenen Ringfalte die Thätigkeit des Entoderms in seine weitere Bildung ein.

So weit ich sehe, geht der Durchbruch der Schlundeinstülpung bei Cereactis in der Regel den besonderen peripharyngealen Bildungen voraus, die aber gleich darauf beginnen[1]. Sie bestehen aus den sackförmigen, radiär und aufwärts gerichteten Magentaschen, den sie abwärts fortsetzenden offenen Magenrinnen, den die Taschen trennenden Septen und endlich den die Magenrinnen seitlich begrenzenden Magenfalten. Die ersten Anlagen dieser Theile sollen hier an einer Serie von Längsdurchschnitten illustrirt werden, die der künftigen Richtungsebene[2] parallel ausgeführt waren (Fig. 39—43). In den mittelsten Schnitten (Richtungsebene) zeigt sich der Schlund noch genau so, wie er schon beschrieben wurde: sein Epithel schlägt sich von der Ringfalte ganz glatt in das parietale Entoderm um, das aber in einigem Abstand vom Faltenrand etwas wulstig verdickt erscheint (Fig. 41). Die fraglichen Anlagen zeigen sich erst in den Schnitten, die sich beiderseits an jene mittleren Schnitte anschließen; sie verlaufen also rechtwinkelig zur Richtungsebene. Der Schnitt Fig. 40 geht tangential durch die Ringfalte, die seitwärts in die erwähnte, hier noch quer getroffene Anschwellung des parietalen Entoderms übergeht. Jenseits der Ringfalte fallen die Durchschnitte tangential durch diese Anschwellung und durch eine meridionale Fortsetzung derselben in Form einer unregelmäßig verdickten Platte (Fig. 39). Über ihren beiden Seitenrändern wächst die Stützlamelle zu einer niedrigen, im Durchschnitt dreieckigen meridionalen Leiste aus, die das Entoderm zu einer eben kenntlichen und in derselben Richtung verlaufenden Falte erhebt. Unzweifelhaft sind dies die Anlagen von zwei Magenfalten, zwischen denen aber eine Magenrinne kaum angedeutet ist, da das Entoderm dort unregelmäßig aufgewulstet ist. Auf der gegenüberliegenden Körperseite befindet sich ein ebensolches Faltenpaar (Fig. 43); die zwischen ihnen liegende Entodermplatte läuft aber nicht glatt in die Ringfalte aus, sondern entsendet einen soliden zungenförmigen Fortsatz zwischen ihre eigene Fortsetzung zur Ringfalte und das Außenektoderm, wie es außer Fig. 42 der aus den Sagittaldurchschnitten konstruirte Durchschnitt in einer Ebene rechtwinkelig zur Richtungsebene (Fig. 44) zeigt.

[1] Nur ein einziges Mal traf ich die ersten peripharyngealen Entodermbildungen an einem Embryo, an dem eine kenntliche Schlundeinstülpung noch nicht erfolgt war (Fig. 45).

[2] Über diese Orientirung s. w. u.

Dieser Fortsatz ist die solide Anlage einer Magentasche, die sich später vom Darmraum her aushöhlt; und der Ausgangspunkt dieser Taschenbildung ist eben jener verdickte Entodermstreif zwischen den beiden Magenfalten, der später in Folge der Erhebung der letzteren zu einer Magenrinne einsinkt. Es ist daher nicht zu verkennen, dass diese Taschenbildung von Cereactis genau so verläuft, wie die nach v. Beneden geschilderte Bildung der Richtungstaschen von Cereanthus. Aber auch die Folgen dieses Vorgangs sind in beiden Fällen dieselben. Bei Cereanthus wie Cereactis wird durch die genannte Taschenbildung der Schlund vom Außenektoderm abgehoben und in eine centrale Lage gerückt. Ein Unterschied besteht nur in der Gestalt des Schlundes, in Folge der verschiedenen mit einander verglichenen Altersstufen. In den 4zähligen Cereanthus-Larven verläuft er von seiner äußeren Öffnung oder dem Mund bis zu seinem unteren Rande oder der Schlundpforte schlauchförmig und gerade abwärts, auch in der Richtungsebene, wo er noch dem Außenektoderm anliegt (Textfig. 3); bei den beschriebenen Cereactis-Embryonen mit einer Magentasche besteht er dagegen erst aus einer Ringfalte und ihrem Umschlag in das parietale Entoderm in Form eines flachen Ringes (Fig. 44), dessen unterer äußerer Rand von allen Seiten so nach innen zusammengeschoben werden muss, wie an der ersten Magentasche, um zur wirklichen Schlundpforte eines schlauchförmigen centralen Schlundes zu werden. Übrigens muss ich nach dem Aussehen der Zellen der Ringfalte und ihrer nächsten Fortsetzung es bezweifeln, dass das Ektoderm schon in diesem frühen Entwickelungsstadium bis zur Innengrenze des künftigen Schlundes, d. h. bis zu der Stelle reicht, wo er in die Magentaschen umbiegt oder umbiegen wird. Vielmehr scheint es langsamer vorzudringen und das Entoderm zu verdrängen als die Grenzen des Schlundes abgesteckt werden. Dadurch wird bestätigt, was schon aus den bisher aufgeführten Thatsachen hervorgeht, dass das fertige Schlundrohr weder nach seiner Gestalt noch nach seiner Lage eine selbständige, ursprüngliche Bildung ist, sondern beides erst durch die Thätigkeit der Magentaschen erhält. Dies ist bei Cereactis um so evidenter, als der in Rede stehende Process dort oft einseitig beginnt und erst allmählich sich auf den ganzen Umkreis des Schlundes ausdehnt (s. w. u.).

Die einseitige erste Taschenanlage lässt noch eine andere Thatsache deutlich hervortreten — den ursprünglichen Mangel der Septen: die scharfen Seitenkanten der Tasche und das Fehlen einer

anstoßenden ähnlichen Anlage schließen die Möglichkeit einer Septenbildung ganz aus (Fig. 42). An den ersten, ganz selbständig entwickelten (primären) Magentaschen entstehen die Septen erst nachträglich, und daher hören Anfangs die Magenfalten, wenn sie überhaupt schon hervortreten, am Eingange der Taschen ohne jede Fortsetzung auf, sowie sie andererseits in entgegengesetzter Richtung nach kurzem Verlauf verschwinden. Doch befand sich in dem Embryo Fig. 39—43 in demselben Meridian wie eine jener Falten, nur durch einen Abstand von ca. 25 Schnitten von ihrem Ende entfernt. eine Entodermfalte mit einer blattartig dünnen Stützlamelle, die sich bis gegen den aboralen Pol hinzog. Trotz der ganz unzweifelhaften Trennung gehören natürlich beide Falten zusammen und stellen durchaus keine seltene Abnormität dar; denn ich habe solche Unterbrechungen noch mehrfach an anderen, selbst älteren Embryonen und Larven angetroffen.

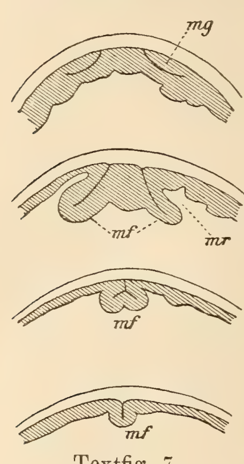
Zur weiteren Erläuterung und Ergänzung dieser Beschreibung schließe ich diejenige einiger Querschnitte eines unerheblich älteren Embryo an (Fig. 55—61). In Fig. 56, einem Durchschnitt ungefähr in halber Höhe des Schlundes, sieht man seine kreisrunde Lichtung von den radiär gestellten Zellen seines ektodermalen Epithels umgeben, an die sich in etwa $^3/_4$ des Umfangs die indifferenteren Zellen des parietalen Entoderms, der glatten Fortsetzung jenes Ektoderms anschließen. In dem übrigen $^1/_4$ des Umfangs ist das parietale Entoderm durch eine scharf gezeichnete Stützlamelle in Gestalt eines Kreisabschnittes von dem ektodermalen Schlundepithel und dem übrigen Entoderm getrennt. Dieser Abschnitt ist, wie die folgenden Schnitte beweisen, eine solide Magentaschenanlage wie die vorhin geschilderte. In einem etwas tieferen Durchschnitt desselben Embryo (Fig. 57) ist die Stützlamelle in der Mitte unterbrochen, weil der Schnitt dort den Rand der Schlundpforte traf, wo das Schlundepithel sich in die Magentasche umschlägt. Zugleich zeigt sich an einer Seite der letzteren eine zweite Magentasche, deren Stützlamelle an dem einen Ende nicht ganz bis zum Außenektoderm durchgeht; diese Taschenanlage ist also nicht ganz vollständig, indem sie auf einer Seite noch ununterbrochen in das übrige Entoderm übergeht. Da die beiden Magentaschen sich nur mit scharfen Kanten berühren, kann von einem Septum zwischen ihnen nicht die Rede sein. Von diesem Grenzpunkt setzt sich die ektodermale Stützlamelle daher unmittelbar in die beiden den Schlund begrenzenden und winklig divergirenden Stützlamellen fort.

Wenn man nun auch für die erste höher gelegene Magentasche annehmen darf, dass sie wie in dem ersten Embryo bis an die Ringfalte heranreicht, so hört doch die zweite Magentasche etwas tiefer auf, d. h. das Epithel der Ringfalte schlägt sich darüber zuerst ganz an das Außenektoderm um (Fig. 56), und wird erst nach einer kleinen Strecke von ihm abgehoben (Fig. 57); eine Erscheinung, die natürlich nur an Längsdurchschnitten sich in voller Deutlichkeit zeigen kann (s. u.).

In den noch tieferen Durchschnitten (Fig. 58 ff.) zeigt sich schon der Übergang beider Magentaschen unterhalb der Schlundpforte in die entsprechenden Magenrinnen, und zugleich auf der noch freien Seite der ersten Magenrinne eine dritte derartige Bildung, die aber gleich der zweiten Magenrinne noch unvollständig ist, da sie nur einseitig von einer Magenfalte eingefasst ist (Fig. 58 rechts). Bei jenem Übergang öffnet sich jedoch die Scheidewand zwischen Schlund und Magentasche nur je in der Mitte, während über den Seiten der Rinnen Reste der Scheidewand sich noch weiter hinabziehen. Diese an der Grenze zweier Rinnen zusammenstoßenden Reste bilden mit den V-förmig divergirenden Stützlamellen in ihrem Inneren je eine zweiflügelige Falte, die aber mit der einfachen Magenfalte, in die sie tiefer unten ausläuft, nicht ohne Weiteres identisch ist. Denn die beiden Flügel mit der V-förmigen Stützlamelle, d. h. die unmittelbare Fortsetzung der Schlundwand und zugleich die Anlage der ersten Filamente nehmen abwärts sehr bald ab und verschwinden zuletzt vollständig, während in demselben Maße durch die Verdickung der Rinnenränder unter jenen Filamenten eine einfache radiäre Stützlamelle mit einer Entodermduplikatur hervorwächst, was eben zuletzt als die eigentliche Magenfalte zurückbleibt. In dieser Gestalt erstrecken sich beide Falten bis in die Nähe des aboralen Pols.

Dieses Verhältnis der einfachen Falten zu den vom Schlunde hinabziehenden zweiflügeligen Filamenten — dasselbe, was ich bei Cereanthus als den halbseitigen Boden der vier ersten Magentaschen beschrieb (s. p. 299, Fig. 11) — wird besonders gut illustrirt durch eine Querschnittserie eines anderen Embryo, wo zwei benachbarte Magentaschen und deren Rinnen so weit aus einander stehen, dass auch die bezeichneten Flügel erst nach einem kurzen getrennten Verlauf zusammenstoßen, eine gemeinsame Basis erhalten und dann verschwinden, während die letztere als die einfache Falte zurückbleibt (Textfig. 7).

Eine andere Querschnittreihe von einem Embryo desselben Alters wie der vorige bestätigt und ergänzt die obigen Befunde. In diesem Embryo (Fig. 62—68) sind zwei solide aber wohlabgegrenzte Magentaschen vorhanden, die in verschiedenem Niveau einander schräg gegenüber liegen. Die tiefere von ihnen (Fig. 64, 65) liegt noch vollständig im Bereich des glatten parietalen Entoderms; aber auch die höher befindliche Tasche reicht noch nicht bis in den Grund der Ringfalte, so dass die Bildung der centralen Schlundröhre beiderseits von unten her erfolgt. An den oberen Enden beider Taschen sind Septen noch nicht vorhanden (Fig. 62—64); an ihren unteren Grenzen, wo sich beide Taschen merklich verdicken und neben ihnen sich magenrinnenähnliche Buchten entwickelt haben (Fig. 63, 65), da bestehen auch schon Septen, trotzdem der Schlund noch nicht fertiggestellt ist. In Fortsetzung dieser Septen zeigen sich daher am Tascheneingang ausgesprochene radiäre Magenfalten, theils mit, theils ohne die schrägen Flügel. Die beiden schräg gegenüberliegenden Flügelfalten (*hs*, *hs'*) gehen in der Nähe des aboralen Pols bogenförmig in einander über (Fig. 68), und trennen daher, wie aus den Abbildungen hervorgeht, die rinnenförmigen Fortsetzungen beider Taschen (*mt* u. *mt'*), die folglich als korrespondirende nicht gelten können. Die einfache zweite Falte der Rinne *mt* verschwindet nach kurzem Verlauf; an der Rinne *mt'* ist eine solche zweite Falte noch gar nicht entwickelt, weil die zugehörige Tasche sich unregelmäßig seitlich öffnet, so dass auch ihre ganze Innenwand in den langen Flügel der einzigen Falte übergeht (Fig. 65, 66).



Textfig. 7.
Querdurchschnitte zweier unvollkommener Magentaschen (*mg*) und Magenrinnen (*mr*) mit der sich dazwischen bildenden Flügelfalte *mf*.

Endlich sind hier noch die Längsdurchschnitte Fig. 46—53 — parallel zur Richtungsebene wie Fig. 39—43 — eines älteren Embryo zu erläutern, der trotz der bedeutenden Zunahme der Magentaschen, die den Schlund bereits allseitig umschließen, die Bildung des letzteren noch in einem Vorbereitungsstadium zeigt. Denn das Schlundepithel legt sich noch im ganzen Umkreise vom Munde aus an das Außenektoderm um, wie gleich nach dem Durchbruch der Schlundeinstülpung, und erst jenseits dieses Umschlags drängen die Magentaschen die weitere Fortsetzung des Schlundepithels nach

innen und unten, bis es an der Schlundpforte in die Tasche umbiegt. Dies lässt sich nicht nur an den mittelsten Durchschnitten (Richtungsebene) vollständig übersehen (Fig. 49), sondern auch an den von der Richtungsebene sich entfernenden Schnitten successiv feststellen, indem diesseits und jenseits des Mundes nicht gleich die Querdurchschnitte der beiden rechtwinkelig zur Richtungsebene verlaufenden Taschen folgen, sondern vorher der beschriebene Umschlag sichtbar wird. Die vier Magenfalten, die von diesen beiden Taschen ausgehen, und deren Fortsetzungen die Magenrinnen einfassen, sind übrigens ebenfalls noch ungleich wie in den jüngeren Embryonen. Ein beiderseits korrespondirendes Paar ist stärker entwickelt, so dass es an die Schlundwand in ihrer ganzen Höhe bis zur Schlundpforte hinab anstößt und in Folge dessen auch ein Filament von der Schlundpforte mit sich hinabzieht (Fig. 46, 52, 53 *hs*); das andere Faltenpaar (*dl*) erreicht aber diese letztere, und das bis dorthin vorgerückte Schlundektoderm noch nicht, sondern nur die obere Schlundpartie. In derselben Schnittserie sind noch einige unvollständige Falten (*mf*) sichtbar, die schräg zur Richtungsebene liegen.

Diese Befunde bestätigen in präciser Weise, was schon aus den vorhin besprochenen Querdurchschnitten entnommen werden konnte, dass nämlich das Schlundektoderm, wenn es auch selbstthätig und ringförmig geschlossen ins Innere des Embryo einwächst, dabei keineswegs eine selbständige Formbildung verfolgt. Wo und so weit ihm noch keine Magentaschen entgegentreten, da gleitet es, ähnlich wie bei der Schlundbildung anderer Thiere, einfach im Niveau des mit ihm zusammenhängenden parietalen Entoderms hin[1], und erst die heranwachsenden Magentaschen biegen es nach unten und innen um. Erscheinen sie früh und dicht an der Ringfalte, so entfernt sich auch das Schlundektoderm sofort nach der Einstülpung von dem Außenektoderm (Fig. 42, 44); entstehen die Taschen in einiger



Textfig. 8.
s, kegelförmige, s', ringförmige Schlundeinstülpung.

[1] Natürlich hängt es von der Gestalt des ganzen Embryo und namentlich seines oralen Endes ab, ob das Schlundektoderm dabei flach ringförmig oder in der Form eines Kegelmantels auswächst (Textfig. 8). Wesentlich ist nur, dass es bis zur Erscheinung der Magentaschen in der gleichen Flucht mit dem parietalen Entoderm dem Außenektoderm anliegt.

Entfernung vom Munde, so zeigt es eben die stufenförmige Verbindung des parietalen und des nach innen abgebogenen Verlaufs (Fig. 49). Dieser letztere Zustand des Schlundektoderms wird in die glatte Schlundröhre dadurch übergeführt, dass die Magentaschen bis in den Grund der Ringfalte vorrücken und dabei die stufenförmige Ausbiegung des Epithels ausgleichen (Fig. 54). Sobald dies geschehen ist, zeigt die Schlundröhre einen stark umgebogenen unteren Rand (Schlundpforte); dies bedeutet einerseits unzweifelhaft das fortdauernde Vorrücken des Schlundektoderms, andererseits aber nicht minder, dass es dabei eben so wie früher dem vom Entoderm vorgeschriebenen Wege folgt.

Die Schlundbildung unserer Aktinien erreicht ihren Abschluss natürlich erst dann, wenn der Schlund allseitig von den Magentaschen umgeben ist, d. h. wenn in den Zwischenräumen, die die ersten Taschen trennen, und wo das Schlundektoderm noch dem Außenektoderm anliegt, sich ebenfalls solche Taschen eingeschoben haben und alle sich unter einander berühren. Erst durch diese Aneinanderlagerung der Taschen entstehen aus ihren zusammenstoßenden Seitenwänden echte Septen, die vorher an den isolirt erscheinenden Taschen gar nicht vorhanden sein konnten. Bevor ich mich aber über die Zahl und die Reihenfolge dieser Septen und ihrer die Schlundbildung veranlassenden Taschen auslasse, sollen die bisher erzielten Ergebnisse noch in einigen Richtungen etwas näher beleuchtet werden.

Sobald der Schlund in der angegebenen Weise fertiggestellt und der Kreis der ihn umgebenden Taschen geschlossen ist, kann von einer Fortsetzung derselben Taschenbildung nicht mehr die Rede sein; eine Vermehrung der Taschen kann dann nur noch durch Theilungen der schon vorhandenen durch frei aus dem parietalen Entoderm hervorwachsende Falten stattfinden, wobei die neuen Taschen mit der Schlundbildung nichts mehr zu thun haben. Damit ändert sich natürlich die genetische Bedeutung der Taschenbildung so wesentlich, dass man die zweierlei Arten derselben genau aus einander halten muss. Die an der Schlundbildung betheiligten älteren Magentaschen von Cereactis nenne ich, wie bei Cereanthus, die primären; sie entstehen theilweise entfernt vom Schlunde (vgl. Fig. 64*mt'*) und gelegentlich selbst vor seiner Einstülpung (Fig. 45), also unabhängig von ihm und eben so unabhängig von ihren Septen, die erst nachträglich durch die zusammenstoßenden Taschen gebildet werden. Die aus Theilungen der primären Taschen hervorgehenden

sekundären Magentaschen sind dagegen rein passive Folgeerscheinungen der selbständig einwachsenden Theilungssepten und als solche an keinerlei Neubildungen (Schlundröhre, Septen) betheiligt.

Allerdings stehen auch die primären Taschen mit den paarigen Falten in Verbindung, die von beiden Seiten des Taschenostiums ausgehen und in der Regel vor der Taschenbildung vorhanden sind. Aber da recht häufig eine dieser Falten entweder ganz fehlt (Fig. 57—60, 64—66) oder erst in einigem Abstand von der Tasche beginnt (Fig. 45), so muss davon Abstand genommen werden, die Taschen als eine Art von Fortsetzung der aufwärts wachsenden Faltenpaare oder umgekehrt anzusehen. Bei Cereanthus geht überdies die Entwickelung der primären Richtungstaschen derjenigen der Richtungsfalten voraus, so dass dabei eine Abhängigkeit der Taschen von den Falten, wie bei der sekundären Taschenbildung, gar nicht in Frage kommt. Auf der anderen Seite ist aber doch eine gewisse genetische Beziehung zwischen beiden Theilen nicht zu verkennen. Die Falten der primären Taschen entwickeln sich erstens stets in denselben Meridianen wie deren Seitenränder oder die künftigen Septen, so dass beide Theile, Falten und Septen, später eben so einheitlich erscheinen wie die sekundären Bildungen derselben Art, nämlich die Theilungsfalten, die unterhalb des Schlundes freie Falten bleiben, neben ihm aber zu Septen werden. Wenn ferner eine primäre Tasche auf einer Seite in der Entwickelung zurückgeblieben ist, unvollständig erscheint, so wiederholt sich dies regelmäßig an der zugehörigen Falte. Dieser Zusammenhang ihrer Lagebeziehungen und ihres Wachsthums weist auf eine gemeinsame Grundursache hin, die ich in der wenigstens im Anfange unverkennbaren und durch die analogen Erscheinungen bei Cereanthus bestätigten meridionalen Entodermplatte finde, die zwischen beiden Falten liegt (Fig. 39, 42). Denn indem schon die Verdickung dieses Entodermstreifens auf ein verstärktes Wachsthum hindeutet, so versteht es sich, dass das letztere an beiden Seitenrändern die meridionalen Falten, am oberen Ende den zungenförmigen Fortsatz erzeugt, der zur Tasche wird, so dass beiderlei Theile, trotz der gemeinsamen Bildungsursache dennoch unabhängig von einander entstehen und auf der anderen Seite doch wieder gemeinsam in der Entwickelung zurückbleiben, wenn jenes Wachsthum sich zuerst einseitig äußert. Weiter folgt daraus, dass die primäre Tasche unter allen Umständen eine einfache einheitliche Bildung ist, und dass die angeschlossenen zwei Falten, als die beiden Ränder

einer und derselben Platte, ein genetisch zusammengehörendes Paar darstellen, auch wenn sie nach einander auftreten.

3. Die Reihenfolge der Magentaschen und -falten bis zum achtzähligen Stadium.

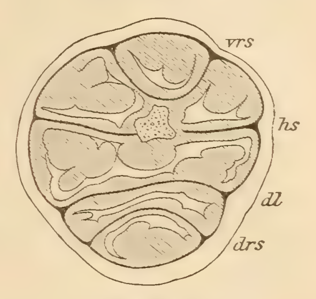
Die Abgrenzung einer solchen Periode bis zum vollendeten 8zähligen Stadium ist ganz natürlich, da das letztere in der Regel einen gewissen Ruhepunkt in der Entwickelung der Aktinien und Steinkorallen darstellt. Nach der bisherigen Übung wird die Reihenfolge der Strahlgliederung in dieser Periode durch die Bezeichnung eines 1. bis 4. Paares von Septen oder Falten angegeben. Wie aber schon aus den voranstehenden Beobachtungen hervorgeht, ist eine solche Bezeichnung in mehrfacher Hinsicht nicht angebracht; ich wähle daher für die Beschreibung solche Namen aller peripharyngealen Bildungen, die sich aus der bekannten Orientirung der 8zähligen Larven ergeben. Dort bestehen neben den diametral entgegengesetzten zwei Richtungstaschen — eine dorsale und eine ventrale — 3 Paare seitlicher Taschen, die ich als Mitteltaschen, als dorsolaterale und ventrolaterale Taschen unterscheide (s. Textfig. 18). Die Richtungssepten bilden ein dorsales und ein ventrales Paar; von den vier seitlichen Septen werden aber, wie bei den Taschen, die Gegenstücke paarweise zusammengefasst: das in die ventrale Körperhälfte fallende Paar sind die Hauptsepten, das andere die dorsolateralen Septen. Die zugehörigen Magenfalten führen, so weit nöthig, dieselben Namen[1]. Ihre Korrespondenz von einer Körperseite zur anderen ist in Folge häufiger Unregelmäßigkeiten ihres Erscheinens und ihrer Abstände aus ihrer Lage allein nicht immer sicher zu erkennen. Ganz zweifellos ergiebt sie sich aber aus einem Merkmal, das in der Regel schon sehr früh erscheint und sich erst in der fertigen 8zähligen Larve oder noch später verwischt und schwindet: die paarig korrespondirenden Falten gehen im Grunde des Magens bogenförmig in einander über (Textfig. 9).

Die Unterscheidung der dorsalen und ventralen Seite stützt sich bekanntlich auf die Anordnung der septalen Längsmuskeln

---

[1] Es wurde bisher zwischen Septen und Falten wenig Unterschied gemacht, weil jedes Septum für eine mit dem Schlunde nachträglich verbundene Falte galt. Nachdem sich aber gezeigt hat, dass die Septen der primären Taschen mit den Falten genetisch nichts zu thun haben, müssen diese beiderlei Theile, wo Verwechselungen und Missverständnisse drohen, genau aus einander gehalten werden.

(s. o. p. 296). Da diese aber frühestens im fertigen 8zähligen Stadium, häufig erst später erscheinen, so fehlte bisher die Möglichkeit, jene beiden Körperseiten auch schon auf früheren Entwickelungsstufen sicher zu bestimmen und danach die ganze jeweilige Gliederung zu orientiren. Nach meinen Befunden giebt es aber ein sehr gutes Kennzeichen dafür in der besonderen Ausbildung der Hauptfalten, die als Fortsetzung der Hauptsepten, gleich diesen der ventralen Körperhälfte angehören. Sie besitzen nämlich bis zum 8zähligen Stadium und meist noch darüber hinaus ganz allein an ihrer Wurzel die erwähnten zwei Flügel, Fortsetzungen der angrenzenden Abschnitte des Schlundpfortenrandes. Diese alsbald vom Ektoderm überzogenen Flügel oder die Anlagen der Filamente sind bisweilen unregelmäßig krausenförmig und oft allerdings nur oder überwiegend an einer Hauptfalte entwickelt, aber schon von Anfang an vorhanden; ich habe sie kaum einmal vollkommen vermisst. Die anderen Falten erhalten solche Filamente frühestens am Ausgange des 8zähligen Stadiums, in der Regel noch später und zuerst gewöhnlich in einfacher Form, als cylindrische Säume, so dass die Hauptfalten noch länger kenntlich bleiben und die Orientirung auch ohne die septalen Längsmuskeln ermöglichen.



Textfig. 9.
Querdurchschnitt durch die Basis einer 8zähligen Cereactislarve. *vrs*, *drs*, Richtungsfalten; *hs*, Hauptfalten; *dl*, dorsolaterale Falten; in der Mitte ist eine Einbuchtung der Fußplatte angeschnitten.

Mit Hilfe dieser Orientirung auf den verschiedenen Entwickelungsstufen ist es auch leicht, die zeitliche Reihenfolge der Falten festzustellen, worauf bei der Untersuchung der Gliederung bisher allein Gewicht gelegt wurde, obgleich diese Feststellung in Ermangelung genügender Merkmale der einzelnen Falten unsicher bleiben musste. Die von Lacaze-Duthiers (44) für Actinia mesembrianthemum angegebene Reihenfolge: 1) Hauptfalten, 2) dorsale Richtungsfalten, 3) ventrale Richtungsfalten, 4) dorsolaterale Falten — wurde von Hertwig (32) und Wilson (57), denen sich Cerfontaine (15) speciell für Cereactis anschloss, für Hexaktinien und Korallen dahin abgeändert, dass 1) die Hauptfalten, 2) die dorsolateralen Falten, 3) die ventralen Richtungsfalten, 4) die dorsalen Richtungsfalten auf einander folgen sollten. Aber auch diese Reihenfolge ist nach meinen Beobachtungen an Cereactis nicht ganz richtig, indem die dorsalen Richtungsfalten

den ventralen vorausgehen. Indessen erleidet diese Regel häufige Ausnahmen, sei es, dass die Paare 1 und 2 nicht nach einander, sondern gleichzeitig auftreten (Fig. 39—43), oder dass umgekehrt die beiden Stücke jedes der vier Paare statt gleichzeitig zu entstehen auf einander folgen. Einen Wechsel in der von mir angegebenen Zeitfolge der Paare 3 und 4, also die HERTWIG'sche Reihenfolge habe ich nur einmal beobachtet. Übrigens ist man sehr leicht Täuschungen über den wahren Sachverhalt ausgesetzt, sobald man nicht die ganzen Schnittserien von der Schlundpforte an abwärts durchmustert; denn da auch gleichzeitig entstandene Falten eine sehr verschiedene Ausdehnung haben und manche Falten unterbrochen angelegt werden (s. o. p. 322), so können einzelne Querdurchschnitte Falten vermissen lassen, die thatsächlich vorhanden sind. Diese Ungleichheit des Wachsthums vereinigt sich also mit dem häufigen Wechsel der Reihenfolge zu einer wirklichen Herrschaft der Unregelmäßigkeit in der Bildung der Magenfalten, so dass daraus auf einen bestimmten ursprünglichen Typus zu schließen kaum möglich ist.

Nach einem solchen Typus der Faltenbildung zu suchen, hat aber auch nach meinen oben mitgetheilten Beobachtungen keinen rechten Sinn mehr. So lange alle Magentaschen für Erzeugnisse von frei hervorwachsenden Magenfalten angesehen wurden, mussten allerdings die letzteren als die unter allen Umständen frühesten peripharyngealen Theile gelten, die ganz selbständig die gesammte Gliederung bestimmten, so dass ihre Reihenfolge und ihre Lagebeziehungen für die ganze Entwickelung der Polypen maßgebend waren. Nachdem sich aber gezeigt hat, dass bei Cereactis eben so wie bei Cereanthus die ersten Magentaschen unabhängig von den ersten Magenfalten entstehen (primäre Magentaschen), und dass die letzteren bloß auf die Gegend unterhalb des Schlundes beschränkte Begleiterscheinungen jener Taschenbildung sind, wird natürlich in der Anordnung und Zeitfolge der primären Magentaschen der Ausdruck der ursprünglichen peripharyngealen Gliederung zu suchen sein, der sich die darunter angeschlossenen Magenfalten nicht nach ihrer wechselnden Reihenfolge, sondern nach ihren genetischen Beziehungen, nämlich nach ihrer paarigen Zugehörigkeit zum selben Wachsthumsstreifen unterordnen. Erst nach dem Abschluss dieser primären Bildungen beginnt die grundsätzliche Bedeutung der späteren Theilungsfalten als der die weitere Gliederung ausführenden Theile. Es zerfällt daher der Verlauf der gesammten Gliederung

unserer Polypen in zwei natürliche Abschnitte, wovon der erste die Anordnung der primären Magentaschen, der zweite die Reihenfolge der Magenfalten, die zur Bildung der sekundären Taschen führen, umfasst. Der letztere Abschnitt wird dann durch das 8zählige Stadium in zwei Perioden zerlegt.

Die Reihenfolge der primären Magentaschen von Cereactis ist nicht so regelmäßig wie diejenige von Cereanthus, sondern erleidet mancherlei Abweichungen; trotz derselben ist freilich eine bestimmte Regel nicht zu verkennen. Nach der Mehrzahl der von mir untersuchten Larven zu schließen, entstehen zuerst zwei einander diametral gegenüberliegende primäre Magentaschen, die durch zwei größere aber ungleiche Zwischenräume von einander getrennt werden (Taf. XVIII); in einem Fall (Fig. 39—43) war eine von den beiden Taschen noch in der Entwickelung zurückgeblieben, aber durch die bis an den Schlund reichende meridionale Entodermplatte deutlich vorgebildet (p. 320). Jeder dieser Taschen schließen sich abwärts in der Regel zwei Magentaschen an, von denen eine bereits durch die Flügelform an ihrem oberen Ende, theils durch ihre Ausdehnung bis zum aboralen Pol, wo sie bereits mit dem Gegenstück zusammenhängen kann, als Hauptfalte gekennzeichnet ist[1]. Die ventralen Richtungsfalten, die später auf einer Seite neben den Hauptfalten liegen, entstehen, wie gesagt, zu allerletzt von den acht Falten; folglich können jene ersten, aber weniger vollständigen Seitenstücke der Hauptfalten nur die dorsolateralen Falten sein. Die zugehörigen ersten Taschen sind dann natürlich die Mitteltaschen (vgl. Fig. 45). Sie liegen nicht immer genau in einer Kreuzachse, sondern meist der Ventralseite genähert. Die größte Unregelmäßigkeit zeigte sich in einem Embryo (Fig. 55—61), in dem von den Magenfalten nur die Hauptfalten vorhanden waren. Es war dort nämlich nur die linke Mitteltasche und neben ihr eine ventrale Tasche angelegt, die rechte Mitteltasche dagegen kaum angedeutet.

Aus der Durchschnittsserie eines etwas älteren Embryo (Fig. 46 bis 53) war zu entnehmen, dass die vorhin erwähnten Zwischenräume zwischen den beiden Mitteltaschen von zwei größeren Taschen, einer dorsalen und einer ventralen, ausgefüllt waren. Unterhalb dieser letzteren waren freilich schon neue Falten sichtbar, die aber die

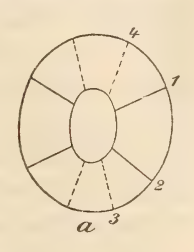
[1] In einem Embryo (Fig. 62—68) fand sich die schon beschriebene Abnormität, dass die beiden Hauptfalten diagonal, d. h. die Verbindungsebene der zwei anderen Falten kreuzend, gegenüberlagen und zusammenhingen.

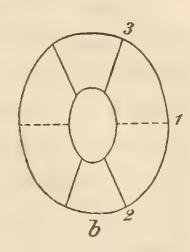
Schlundregion noch nicht erreichten und daher für die Taschenbildung noch von keiner Bedeutung waren. Mehr als die genannten vier primären Taschen, nämlich die beiden Mitteltaschen und die zwei sie trennenden großen Taschen, die dorsale und die ventrale, habe ich niemals gesehen; eben so wenig aber auch zwei oder drei primäre Taschen, die den Schlund allseitig umkreist und daher eine weitere Vermehrung der primären Taschen ausgeschlossen hätten. Wo es weniger als vier primäre Taschen gab, da befanden sich an Stelle der fehlenden die genannten Zwischenräume. Die Embryonen von Cereactis entwickeln also normalerweise vier primäre Magentaschen, und zwar zuerst zwei zu beiden Seiten der Richtungsebene, die späteren Mitteltaschen, und dann das kreuzweise dazu sich einschaltende Paar, die dorsale und die ventrale Tasche. Daran wird natürlich durch den Umstand nichts geändert, dass jedes Paar ausnahmsweise oder regelmäßig, was zu entscheiden kaum möglich ist, nicht ganz gleichzeitig entsteht; denn die Hauptsache bleibt die Vierzahl aller primären Taschen und ihre Anordnung in zwei sich kreuzenden und auf einander folgenden Paaren.

Es bedarf keiner weiteren Auseinandersetzung, dass dieses Verhalten der primären Magentaschen von Cereactis genau mit demjenigen von Cereanthus übereinstimmt. Denn dass bei Cereanthus die seitlichen primären Taschen die Taschen der Richtungsebene an Größe bedeutend übertreffen, während bei Cereactis gerade das Gegentheil zutrifft, kommt natürlich für die Homologie nicht in Betracht; und selbst die frühzeitige Halbirung der Seitentaschen von Cereanthus, was an den entsprechenden Mitteltaschen von Cereactis erst nach dem 8zähligen Stadium geschieht, kann die ursprüngliche Übereinstimmung beider Formen nicht berühren. Dagegen hat dieses frühe Auftreten der ersten Theilungssepten von Cereanthus und ihre übrige Verschiedenheit von den ersten Theilungssepten der Cereactis (zwei Paar Richtungssepten) zur Folge, dass die Reihenfolge aller Septen und Taschen in beiden Fällen von Anfang an mit jener Homologie in Widerspruch steht (Textfig. 10). Homolog sind: die ungetheilten Seitentaschen von Cereanthus (erstes Paar) und die Mitteltaschen von Cereactis (erstes Paar), dann die beiden Richtungstaschen von Cereanthus (drittes Paar) und die dorsoventralen Taschen von Cereactis (zweites Paar); homolog sind ferner: die vier Richtungssepten von Cereanthus (zweites und drittes Paar) und die Haupt- und dorsolateralen Septen von Cereactis (erstes und zweites Paar). Es steht also außer aller Frage,

dass die Zeitfolge der peripharyngealen Bildungen dieser Polypen von keiner Bedeutung für ihre Homologie ist, die sich nicht auf die vier ersten Taschen überhaupt, sondern auf die vier primären Taschen beschränkt.

Bedeutsamer ist dagegen ein anderer Unterschied beider Aktinienformen während der Entwickelung ihrer vier primären Taschen: bei Cereanthus entstehen sie ganz regelmäßig, bei Cereactis nicht selten unregelmäßig. Ich lege dabei kein Gewicht auf die Ausnahmen von der normalen Reihenfolge dieser Taschen, sondern habe nur ihre häufig unvollkommene Form im Auge. Wie wir sahen (Fig. 45, 58, 65), beginnt die Ausstülpung einer solchen Tasche auf einer Seite höher als auf der anderen; die Stützlamelle der kürzeren Seitenwand hört dann oberhalb der unteren Grenze der anderen Seitenwand und der Innenwand der Tasche auf und lässt das Taschenentoderm dort seitlich mit dem parietalen Entoderm des anstoßenden Darmraums zusammenfließen. Ist die Tasche schon hohl, so erscheint sie auf einer Seite von unten her aufgeschlitzt (Fig. 65, 66). Geht dieser Defekt einer Seitenwand bis zum Scheitel der Tasche, was nach meinen Beobachtungen bei Cereactis nur selten geschieht, so hört der Begriff einer wirklichen Magentasche überhaupt auf; denn es bleibt von ihr nur die einseitige Bucht neben der intakten Seitenwand übrig, was eben erst durch die später sich einstellende zweite Seitenwand zur Tasche ergänzt wird; dies dürfte ganz natürlich die Auffassung hervorrufen, dass eine solche Tasche gar keine selbständige und einheitliche Bildung ist, sondern nur durch die unabhängig von einander entwickelten beiden Seitenwände hergestellt wird.





Textfig. 10.
Die Reihenfolge der primären Septen (Linien) und der sekundären Septen (Punktreihen) bei Cereactis (*a*) und Cereanthus (*b*).

Dieser Eindruck wird dadurch verstärkt, dass ein solcher Defekt einer primären Tasche mit einem entsprechenden Defekt der in demselben Meridian verlaufenden Magenfalte zusammenfällt (s. o. p. 327), so dass die Herstellung jener Tasche irgendwie von der vorausgehenden Entwickelung zweier nicht immer gleichzeitig auftretender Magenfalten abhängig erscheint. Allerdings habe ich die Gründe bereits angegeben, wesshalb diese Ansicht nicht stichhaltig ist; angesichts der Bedeutung des Gegenstandes halte ich es aber nicht für überflüssig, ihn unter einem etwas anderen Gesichtspunkt noch einmal zu erörtern.

Die dorsolaterale Falte, um die es sich hier allein handelt, bleibt, wie wir sahen, normalerweise im Wachsthum hinter der benachbarten Hauptfalte zurück, deren frühzeitige Filamentanlage schon eine relativ beschleunigte Entwickelung anzeigt. Diese ständige Asymmetrie ist aber der Ausgangspunkt für die spätere Verschiedenheit der dorsalen und ventralen Seite, also für die darin ausgesprochene Bilateralsymmetrie der Aktinienlarven. Häufig verstärkt sich nun jene Asymmetrie bei Cereactis in der Weise, dass die schwächere dorsolaterale Falte in der Nähe ihrer Mitteltasche zunächst nur spurenhaft vorhanden oder unterbrochen ist, und gelegentlich fehlt sie selbst ganz (Fig. 60, 61, 66). Und gerade mit dieser äußersten Verspätung der Falte verbindet sich die gleiche Erscheinung an der darüber liegenden dorsalen Seitenwand der Mitteltasche, bis in der Folge die beiden Lücken wieder ausgefüllt werden.

Diese Korrespondenz im Wachsthum der primären Taschen und ihrer Magenfalten bedeutet aber, wie ich schon nachwies (s. p. 327), keineswegs einen unmittelbaren Causalzusammenhang beider Theile, sondern ist nur die Folge davon, dass sie neben einander einer gemeinsamen Grundlage entstammen, der meridionalen Entodermplatte, deren Wachsthum am Seitenrande die Falte und am oberen Ende die Tasche hervorruft. Daraus folgt weiter, dass eine Verlangsamung in der Entwickelung der dorsolateralen Falte und der korrespondirenden Taschenwand, gegenüber der Hauptfalte und ihrer Taschenwand, nur der Ausdruck für ein entsprechend asymmetrisches Wachsthum der Platte ist, so dass endlich auch der besprochene anfängliche aber nur zeitweilige Ausfall jener schwächeren Theile nur eine extreme Steigerung derselben Asymmetrie bedeutet. Diese bei Cereactis und wohl auch anderen Aktinien ständige, wenn auch in ihrem Maß schwankende, Asymmetrie der meridionalen Wachsthumsstreifen kann aber keine ursprüngliche Eigenthümlichkeit der ersten Scyphopolypen gewesen sein, die doch nur als regelmäßige Strahlformen gedacht werden können. Wurde sie aber erst sekundär erworben, so gilt dies auch für ihre asymmetrischen Folgeerscheinungen: die primären Magentaschen entstanden also ursprünglich ganz symmetrisch, vollständig und einheitlich, und alle abweichenden Erscheinungen, mögen sie noch so häufig auftreten, ja zur Regel werden, so dass die primäre Taschenbildung ganz in Wegfall kommt, können nur als Ausnahme oder doch nur als sekundär abgeänderte Entwickelungsvorgänge aufgefasst werden.

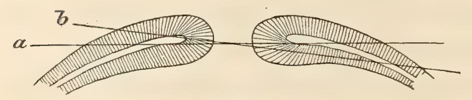
Nach dieser Auseinandersetzung wende ich mich zur Untersuchung darüber, in wie weit die früheren Beobachtungen über die Entwickelung anderer Zoantharien mit meinen Ergebnissen bezüglich der ersten vier Taschen und Falten übereinstimmen. Die von LACAZE-DUTHIERS an Actinia mesembryanthemum (44) und von KOWALEWSKY an einer nahe verwandten Aktinie (40) angestellten Untersuchungen ergaben als einzige sichere Thatsache, dass die Hauptfalten allen anderen Falten stets vorangehen; über die eigentlichen Magentaschen und Septen wird nichts mitgetheilt, da sie von den Magenrinnen und Falten gar nicht unterschieden werden. LACAZE-DUTHIERS kennt ferner das 4zählige Stadium, KOWALEWSKY lässt dagegen auf das 2zählige Stadium gleich ein 6zähliges folgen. — An Rhodactis st. thomae vermochte McMURRICH (47) in Ermangelung ausreichenden Materials nur andeutungsweise die Beobachtungen H. WILSON's an Manicina (s. u.) zu bestätigen. CERFONTAINE giebt an, dass die Falten von Cereactis aurantiaca genau in derselben Reihenfolge wie bei Manicina erscheinen, nämlich zuerst die Hauptfalten, dann die dorsolateralen Falten (15). Weder sein Text noch seine Abbildungen lassen annehmen, dass er mehr als Querdurchschnitte durch die mittlere Höhe der Embryonen gesehen hat; sonst hätte er finden müssen, dass jene Bilder nicht einmal über die wirkliche Faltenbildung einen vollen Aufschluss geben, für die peripharyngeale Gliederung aber völlig bedeutungslos sind. So habe ich mich auf die Vergleiche mit WILSON's eingehenden Beobachtungen an Manicina (57) beschränken müssen[1].

Nach ihm geht die Entwickelung dieser Koralle bis zum 4zähligen Stadium in ganz anderer Weise vor sich als bei Cereactis. Der Schlund soll sich in das noch ungesonderte entodermale Syncytium so einsenken, dass er ringsum von dem letzteren, also gewissermaßen von einer noch ganz indifferenten ringförmigen Magentaschenanlage umschlossen ist, die dann durch Septen in die einzelnen Magentaschen getheilt würde. Dies hieße natürlich, dass der Schlund von Manicina seine definitive Gestalt und Lage ganz selbständig, unbeeinflusst durch irgend welche Magentaschen erhält, ja die Gesammtanlage der letzteren selbst hervorruft und, wie wir noch sehen werden, ihre zwei ersten Theilungen durch seine eigene Thätigkeit bewirkt. Ein so schroffer Gegensatz zwischen Aktinien

[1] Die Untersuchung v. KOCH's an Caryophyllia (36) kann hier nicht in Betracht kommen, da sie erst von dem 4zähligen Stadium ausgeht.

und Korallen wäre an sich sehr auffallend, müsste aber angesichts der bestimmten Angaben H. Wilson's vorläufig zugestanden werden, wenn nicht seine bezüglichen Abbildungen sich ungezwungen im Sinne meiner Darstellung von Cereactis erklären ließen.

Die angebliche centrale Einstülpung der Schlundröhre von Manicina wird scheinbar am vollkommensten durch Wilson's Fig. 7 illustrirt, wo der innerste Ring von radiär gestellten Zellen von dem Syncytium ebenfalls ringförmig umschlossen, also in dasselbe central eingesenkt erscheint. Bei dieser Deutung vermisse ich aber die scharf kontourirte Stützlamelle, die die Schlundröhre als Fortsetzung des äußeren Ektoderms überziehen muss; statt dessen zeigt sich in unserer Figur an der Außengrenze des Schlundektoderms ein unregelmäßiges Ineinandergreifen seiner Zellen und des Syncytiums (vgl. Textfig. 12), was zu einem richtigen Querdurchschnitt der Schlundröhre gar nicht passt. Genau dasselbe Bild bietet dagegen meine Fig. 56 von Cereactis, wo der Durchschnitt in der Weise durch eine einfache Ringfalte der Schlundeinstülpung hindurchgeht, dass er ihre radiären Zellen ungefähr nach ihrer Länge, die indifferenten Zellen des sich glatt anschließenden parietalen Entoderms (= dem Syncytium von Manicina) dagegen schräg trifft (vgl. Textfig. 11 *a*). Dass dies sich wirklich so verhält, beweist derselbe Durchschnitt dadurch, dass an einer Seite eine wirkliche und daher durch eine deutliche Stützlamelle vom Schlundepithel getrennte Magentaschenanlage vorliegt; folglich kann dieses Epithel in den übrigen $^3/_4$ des Umfangs nicht ebenfalls von solchen Anlagen umgeben und vom Außenektoderm abgedrängt sein, sondern sich nur glatt in das parietale Entoderm umschlagen. Daher kann ich auch die angezogene Figur Wilson's nur in demselben Sinn deuten und vermisse auch in seinen übrigen Abbildungen eine einwandfreie Begründung seiner Annahme, dass der Schlund der Manicina-Embryonen frei in das entodermale Syncytium eintaucht.



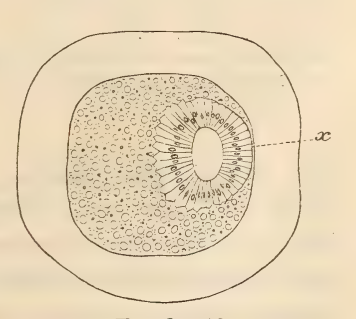
Textfig. 11.
a, Richtung eines wagerechten, *b*, eines schrägen Querdurchschnittes durch die Ringfalte.

Diese Annahme wird auch durch die Darstellung Wilson's, wie die beiden Hauptfalten und -septen von Manicina entstehen, nicht gerade unterstützt. Wilson sah den Schlund gleich nach der Einstülpung an einer oder zwei einander gegenüberliegenden Stellen das Außenektoderm berühren, woraus er schloss, dass der vorher angeblich

central eingesenkte Schlund erst nach einer, dann nach der anderen Seite sich bis zum Außenektoderm verlagerte und dabei das ihn umgebende Entoderm theilte. Indem er sich darauf von der Außenwand wieder entfernte, zöge er von der parietalen Stützmembran eine radiäre Lamelle mit sich, wodurch das ringförmige Entoderm dauernd getheilt und nach der Aushöhlung der getrennten Stücke von unten her in zwei Magentaschen mit ihren Septen verwandelt würde.

Es liegt auf der Hand, dass diese oder eine ähnliche Auffassung von der Bildung der ersten Magentaschen und Septen ganz nothwendig ist, sobald man von der Voraussetzung ausgeht, dass der Schlund sich vorher in einer centralen Lage innerhalb des soliden Entoderms befand. Da jedoch diese Voraussetzung sich als nicht stichhaltig erwiesen hat, so ist auch die bezeichnete Vorstellung von der ersten Taschen- und Septenbildung weder nöthig noch möglich. Und in der That enthalten auch WILSON's Abbildungen nichts, was seine Deutung, namentlich die befremdliche Oscillation des embryonalen Schlundes, evident machte.

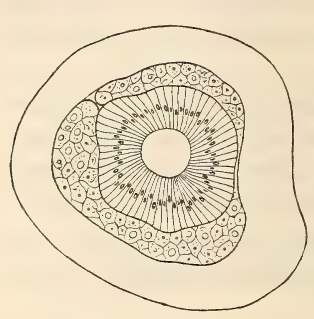
Es können hier nur die Querdurchschnitte WILSON's in Betracht kommen, da die einzelnen Längsdurchschnitte über das Verhalten der Theile im ganzen Umkreise des Schlundes keinen Aufschluss geben. Von den bezüglichen Querdurchschnitten stellt nun Fig. 11 einen schrägen Schnitt dar, der auf einer Seite unterhalb des Schlundes hindurchging, also für unsere Zwecke ebenfalls wenig brauchbar ist. In einem vollständigen Querdurchschnitt eines ähnlichen Schlundes (Fig. 9) liegt der letztere auf einer Seite dem Außenektoderm an und ist im übrigen Umfang von ihm scheinbar durch das indifferente massige Entoderm getrennt (Textfig. 12). Aber wiederum zeigt sich dort die unbestimmte undulirende Begrenzung des Schlundektoderms gegen das Entoderm, ohne eine Stützlamelle, die sich erst in der Nähe jener Anlagerung des Schlundes an das Außenektoderm einstellt. Wie aus meiner Besprechung der Fig. 7 (s. o. p. 336) hervorgeht, handelt es sich also in Fig. 9 um einen Durchschnitt, der einerseits nur die Ringfalte selbst, gegenüber aber ihre glatte Fortsetzung in das parietale Entoderm traf (Textfig. 11 *b*); d. h. in diesem Embryo von



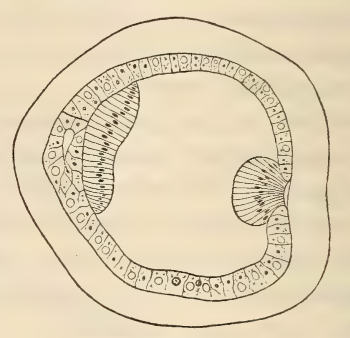
Textfig. 12.
Durchschnitt durch einen Embryo von Manicina nach H. WILSON. *x*, Anlagerung des Schlundes an das Außenektoderm.

Manicina ist so wenig wie in den Embryonen von Cereactis eine wirkliche, ringförmige Magentaschenanlage um den Schlund vorhanden, der vielmehr vom Munde aus sich glatt in das parietale Entoderm umschlägt. Wenn aber dort, wo die Stützlamelle zu beiden Seiten von *x* sichtbar wird, das Entoderm vielleicht im Begriff war, zungenförmig zwischen Schlund und Außenektoderm einzuwachsen, so wäre dies eben ein aktiver Entwickelungsvorgang des Entoderms, die erste Anlage von einseitigen primären Magentaschen, wie ich sie vorhin von Cereactis beschrieb.

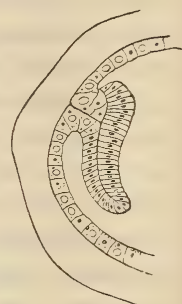
Der WILSON'sche Querdurchschnitt 14 geht, wie die vorher vermisste, jetzt aber vorhandene peripharyngeale Stützlamelle beweist, in der That durch einen central verlagerten, von zwei soliden Magentaschenanlagen umschlossenen Schlund (Textfig. 13); diese Magentaschen stoßen auf einer Seite noch nicht, auf der anderen Seite erst



Textfig. 13.
Durchschnitt durch einen Embryo von Manicina nach H. WILSON.



Textfig. 14.
Durchschnitt durch einen Embryo von Manicina nach H. WILSON.

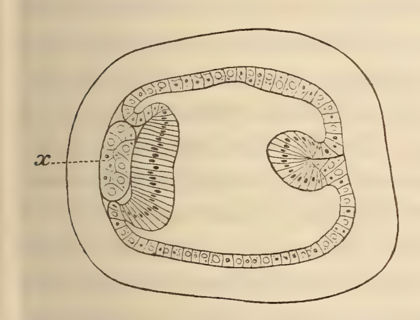


Textfig. 15.
Durchschnitt durch einen Embryo von Manicina nach H. WILSON.

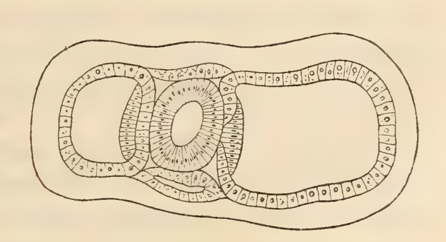
mit zwei Kanten zusammen, so dass auch noch keine Septen gebildet sind. Darunter (Textfig. 14, 15) befinden sich aber zwei wirkliche, von Ektoderm überzogene Magenfalten, die nach diesem Befund nur die Hauptfalten sein können. Da eine ringförmige Magentaschenanlage, wie wir sahen, vorher nicht bestand, so können die zwei eben erwähnten Taschen auch nicht als Theilungsprodukte einer solchen Anlage aufgefasst werden (WILSON), sondern müssen als selbständige Auswüchse des Entoderms den Schlund vom Außenektoderm abgehoben haben, d. h. es sind echte primäre Magentaschen in dem von mir erläuterten Sinn. Wegen der vollständigen Umkreisung des Schlundes entsprechen sie aber allen vier primären Taschen von Cereactis und Cereanthus, so zwar dass, da ihre Grenzen

in die Meridiane der beiden Hauptfalten fallen, die kleinere Tasche die ventrale Magentasche darstellt, die größere beide Mitteltaschen und die dorsale Tasche umfasst.

Grundsätzlich ist also durch diese nach meiner Ansicht einzig mögliche Erläuterung der WILSON'schen Beobachtungen bereits eine Übereinstimmung der Korallen mit den Aktinien hinsichtlich der ersten peripharyngealen Bildungen erzielt: in beiden Gruppen ist der Schlund Anfangs an das Außenektoderm umgeschlagen und in gleicher Flucht mit dem parietalen Entoderm, und wird erst in der Folge durch selbständig aus dem Entoderm aufwachsende und ihn umkreisende, d. h. eben primäre Magentaschen in die centrale Lage gebracht. Aber auch der Unterschied, dass es bei den Aktinien vier, bei den Korallen scheinbar nur zwei Taschen von ungleichem Umfang und sehr ungleichem Werth sind, erweist sich nicht als ein ursprünglicher und durchgängiger. Denn schon in dem zuletzt besprochenen Embryo von Manicina findet sich unmittelbar unter der Schlundpforte (Textfig. 14, 15) eine Bildung, die durchaus mit den unvollkommenen Mitteltaschen von Cereactis (Fig. 65, 66) überein-



Textfig. 16.
Durchschnitt durch einen Embryo von Manicina nach H. WILSON. *x*, primäre Magentasche.



Textfig. 17.
Durchschnitt durch einen Embryo von Manicina nach H. WILSON.

stimmt; und dies wird dadurch bestätigt, dass in der Durchschnittsserie Fig. 30—33 von WILSON an derselben Stelle eine vollständige primäre Taschenanlage dargestellt ist (Textfig. 16 *x*), so dass also neben bloß zwei auch drei primäre Magentaschen vorkommen. Endlich zeigt die Serie Fig. 43—45 einen 4zähligen Embryo mit zwei noch ganz platten Mitteltaschen, von denen eine sogar noch solid war (Textfig. 17); diese letztere konnte daher nur primär entstanden und nicht durch ein Theilungsseptum abgegrenzt sein, da ein solches als freie Ektodermfalte innerhalb einer soliden Entodermmasse ein

Unding ist[1]. Aber auch an der anderen Mitteltasche erscheinen die Septen zu unvollkommen, um eins davon von einer frei hervorgewachsenen Falte abzuleiten, so dass es danach nicht ausgeschlossen ist, dass bei Manicina neben zwei und drei primären Magentaschen die typische Vierzahl derselben vorkommt.

WILSON selbst bezeichnet den Befund seiner Fig. 30—33 (Textfig. 16) als eine Ausnahme und versichert auf das Bestimmteste, dass bei Manicina alle Septen nach den zwei ersten selbständig entständen und nicht durch das Zusammenrücken der Taschen, die vielmehr erst durch die Theilungssepten geschaffen würden. Die Richtigkeit dieser Angaben vorausgesetzt, würden sie doch zunächst nichts weiter besagen, als dass die zwei Mitteltaschen bei Manicina in der Regel rückgebildet erscheinen. Denn wenn W. weiter annimmt, dass jene Ausnahmen nicht Reste ursprünglicher Zustände, sondern gelegentliche Neubildungen wären, von denen aus erst die primären Magentaschen, wie sie nach meinen Beobachtungen bei Scyphomedusen vorkommen — W. kannte damals noch keine anderen Beispiele für solche Taschenbildung — sich herausgebildet hätten, so kann ich ihm darin im Hinblick auf meine Beobachtungen an den Aktinien nicht zustimmen. Denn dass bei Manicina die Mitteltaschen, wie es scheint, nur selten vollkommen primär erscheinen, ist ganz untergeordnet gegenüber der Thatsache, die WILSON allerdings entgangen ist, dass die zwei ersten Magentaschen dieser Koralle ohne Ausnahme echte primäre Magentaschen sind und dadurch die für die Aktinien festgestellte normale Entwickelung des Schlundes und der ersten radialen Gliederung auch für die Korallen als die ursprüngliche erweisen. Kommen aber innerhalb dieser grundsätzlich übereinstimmenden Embryonalentwickelung aller Zoantharien bei den Korallen neben der gewöhnlichen 2zähligen primären Taschenbildung alle Übergänge zur 4zähligen vor, die nachweislich die älteste Vorfahrenform der Aktinien ist, aber auch dort einzelne Rückbildungen erfährt, so bedarf es keines weiteren Nachweises mehr, dass dieselbe Rückbildung bei den Korallen eben nur weiter gegangen ist und dadurch eine entsprechend größere Entfernung dieser Gruppe von der gemeinsamen 4zähligen Ausgangsform aller Zoantharien bezeichnet.

---

[1] Ich nehme als selbstverständlich an, dass WILSON die Theilung nicht durch selbständig auswachsende Stützlamellen erfolgen lässt, denn dafür fehlt jeder empirische Anhaltspunkt.

Die weitere Entwickelung der Cereactis und der Manicina vom 4zähligen bis zum 8zähligen Stadium lässt sich mit wenigen Worten angeben. Wie schon erwähnt, entstehen alle Taschen nach den vier ersten ausschließlich durch Theilungen der schon vorhandenen vermittels selbständig einwachsender Falten, die, nachdem sie den Schlund erreicht haben, sich in dessen Bereich in Septen verwandeln. Die vier ersten von diesen Falten, die Richtungsfalten, bez. Richtungssepten, entwickeln sich paarweise in der dorsalen und der ventralen primären Tasche, und zwar nach den früheren Beobachtungen zuerst ventral und dann dorsal (s. o. p. 329), nach meinen Beobachtungen an Cereactis in der Regel umgekehrt (Fig. 45, 70, 71). Ich sah diese Falten ferner von unten aufwachsen und zuweilen bereits in der Tiefe angelegt, bevor die primäre Tasche, die sie theilen sollten, entstanden war. Mit diesem Aufwachsen aus der Tiefe hängt es offenbar zusammen, dass sowohl die dorsalen wie die ventralen Richtungsfalten gelegentlich — ich traf drei solche Fälle — mit ihren oberen Enden noch unterhalb des Schlundes bogenförmig in einander übergehen, so dass die eigentlich 8zähligen Larven nur sechs Taschen besaßen (Fig. 72, 73). Jene bogenförmige Verbindung der Richtungsfalten scheint mir anzudeuten, dass jedes Paar in einem ähnlichen genetischen Zusammenhange steht wie jede Hauptfalte mit der benachbarten dorsolateralen Falte, d. h. dass jedes Richtungsfaltenpaar zu einem gemeinsamen meridionalen Wachsthumsstreifen gehört.

Wenn aber auf diese Weise die paarige Zusammengehörigkeit der beiden dorsalen und der beiden ventralen Richtungsfalten sich als eine ursprüngliche erweist, so muss um so bestimmter gegen eine Gleichstellung dieser Paare mit denen der beiden Hauptfalten und der beiden dorsolateralen Falten Einspruch erhoben werden. Die Aufstellung der beiden letzteren Paare von Gegenstücken hat nur einen praktischen Werth für die jeweilige Orientirung; ihre entsprechende zeitliche Anordnung — erst die beiden Hauptfalten, dann die beiden anderen — beruht aber thatsächlich nur auf der besprochenen Asymmetrie des ursprünglichen Verhaltens, nach welch letzteren vielmehr die von einer Mitteltasche ausgehenden zwei Falten (eine Hauptfalte und eine dorsolaterale Falte) paarig zusammengehören. Daher können auch phyletische Schlüsse aus jener sekundär entstandenen Reihenfolge der vier ersten Falten nicht gezogen werden; denn so gut wie die zwei ersten (Mittel-) Taschen müssen

auch alle vier zugehörigen Falten als gleichzeitige betrachtet werden[1].

Die Nichtbeachtung des Unterschiedes zwischen den vier primären Falten und den Theilungsfalten, sowie die einseitige Berücksichtigung ihrer gegenwärtigen Reihenfolge hat ferner zu dem Irrthum geführt, dass die gleiche Ordnungszahl unter allen Umständen die Homologie der bezüglichen Stücke bedeute, dass also z. B. ein 8zähliger Cereanthus und eine 8zählige Hexaktinienlarve dieselbe Strahlordnung besäßen (Boveri, McMurrich). Ich zeigte aber schon (s. o. p. 332), dass die Zeitfolge und die Homologie der Septen und Falten in beiden Fällen ganz aus einander gehen: bei den Hexaktinienlarven folgen auf einander vier primäre und vier sekundäre (Theilungs-) Falten, bei Cereanthus zwei Theilungsfalten, vier primäre Falten und die übrigen Theilungsfalten (Textfig. 10).

Die 4- bis 8zähligen Larven von Cereactis lassen die innere Gliederung äußerlich nicht richtig erkennen. Die Zahl der äußeren meridionalen Einschnürungen und Verfärbungen, sowie der knopfförmigen Tentakelanlagen bleibt stets hinter der Zahl der bereits gebildeten Taschen zurück, und erst in dem vorgeschrittenen 8zähligen Stadium lässt sich diese Zahl auch äußerlich feststellen.

4. Die achtzähligen und älteren Aktinienlarven.

Solche Larven habe ich von den drei Arten: Cereactis aurantiaca, Heliactis bellis und Bunodes gemmacea genauer untersuchen können. Den jüngsten 8zähligen Larven fehlen die septalen Muskelpolster (Längsmuskeln) durchweg; ihre Orientirung ist daher nicht anders wie an den Embryonen nur durch die Hauptsepten möglich. Am frühesten treten darauf die Muskelpolster bei Heliactis auf, bei Bunodes und Cereactis erst nach dem Überschreiten des 8zähligen Stadiums. Bekanntlich sind sie an den Richtungssepten von den Richtungstaschen abgewendet, an den vier seitlichen Septen der ventralen Seite zugewendet (vgl. Textfig. 18*a*). — Eine eigentliche Mesodermbildung ist an denselben 8zähligen Larven nicht wahrzunehmen; auch die Tentakel pflegen erst gegen das Ende dieser Entwickelungsstufe hervorzuwachsen.

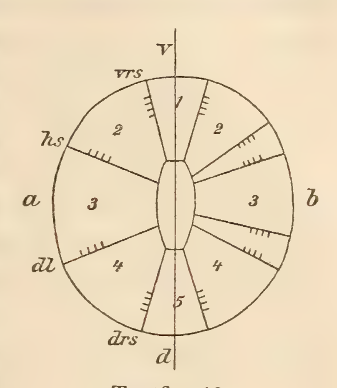
Der Fortschritt der Entwickelung ist wesentlich an die Vermeh-

---

[1] Boveri glaubte daraus, dass zuerst nur ein Faltenpaar (Hauptfalten) erscheine, auf eine älteste 2zählige Vorfahrenform schließen zu dürfen (6). Die zwei Hauptfalten allein bedeuten aber schon eine Abänderung des ursprünglichen Zustandes.

rung der Septen und Falten geknüpft. Zur Vereinfachung der folgenden Beschreibung bezeichne ich die acht ersten Taschen so, dass ich von der ventralen Richtungstasche als 1 beginnend und rechts (r) und links (l) fortschreitend die symmetrischen Seitentaschen zähle: 2^r—2^l, 3^r—3^l, 4^r—4^l; 5 ist die dorsale Richtungstasche.

Nach zahlreichen früheren Beobachtungen entwickeln sich die Septen 9—12 gleichzeitig in den Taschen 2^r—2^l, 3^r—3^l, also als Symmetriepaare (Textfig. 18*b*). Sobald aber an diesen vier neuen Septen die Muskelpolster erscheinen, die den Nachbarn zugekehrt sind und dadurch einschließlich der beiden Richtungstaschen die sechs ersten »Binnenfächer« angelegt sind, in denen keine neuen Septen mehr entstehen, müssen die jedes Binnenfach einschließenden zwei Septen durchweg als Paare (Jochpaare) zusammengefasst werden. Diese neue Auffassung hat für die Richtungssepten keine Bedeutung, da sie schon von Anfang an, als Symmetriepaare ihre Binnenfächer, die Richtungstaschen begrenzen; die Hauptsepten und und die dorsolateralen Septen werden aber durch die Aufstellung der Binnenfächer ganz neu gepaart (s. o. p. 327).



Textfig. 18.

a, 8zählige, *b*, 12zählige Hexaktinienlarve. *hs*, *dl*, *drs*, *vrs*, Haupt-, dorsolaterale Septen, dorsale und ventrale Richtungssepten.

Die Umbildung der 8zähligen jungen Aktinie in eine 12zählige mit der Grundzahl 6 (Hexaktinie) kann ich für Heliactis und Bunodes bestätigen, aber nicht den angegebenen regelmäßigen Gang der Septenvermehrung; vielmehr begegneten mir nur folgende Kombinationen:

1) 9zählige Form mit einer jungen Septenanlage in 2^l (Bunodes);

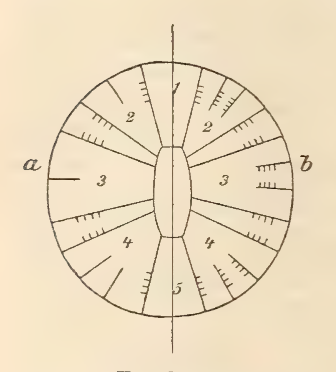
2) 10zählige Form mit einem nicht mehr ganz jungen Septenpaar in 3^r und 3^l (Heliactis);

3) 11zählige Form; zu den genannten ist eine weitere Septenanlage ganz oben in 2^r hinzugekommen (Heliactis);

4) 12zählige Form; die Septenanlagen in 3^r, 3^l und 2^l sind gleich stark, diejenige in 2^r ganz schwach und umgekehrt wie im vorigen Fall nur in der Tiefe, weit unter dem Schlunde vorhanden (Heliactis). Symmetrische aber weit vorgeschrittene 12zählige Formen (Textfig. 18*b*) traf ich bei Bunodes.

Die vier neuen Septen entstehen also nicht gleichzeitig und beginnen bald in 2, bald in 3, einmal rechts, das andere Mal links; endlich kann dasselbe Septum, bezw. dieselbe Falte entweder ganz hoch oben oder in der Tiefe zuerst erscheinen. Die Unregelmäßigkeit ist nicht geringer als bei der Herstellung der primären Taschen; auch setzt sie sich, so weit meine Beobachtungen reichen, auf den folgenden Stufen fort.

5) 20zähliges Stadium der Heliactis; die sechs ersten Binnenfächer sind vollständig hergestellt, in jedem dorsalen Zwischenfach ist ein Septenpaar, in den vier übrigen Zwischenfächern je ein Septum angelegt, obgleich dort ebenfalls Septenpaare zu erwarten sind (Textfig. 19 *a* und *b*). Eine weitere Unregelmäßigkeit beruht darin, dass die neuen dorsalen Septen unter dem Schlunde auf eine ansehnliche Strecke verschwinden, um dann in der Tiefe wieder aufzutauchen und gegen den aboralen Pol an Größe zuzunehmen. Dies ist eine Wiederholung der diskontinuirlichen Faltenbildung in den jüngsten Embryonen.



Textfig. 19.
a, 20zählige, *b*, 24zählige Hexaktinienlarve.

6) 21zähliges Stadium von Heliactis; zu den eben aufgezählten Septen kam noch eins in dem linken seitlichen Zwischenfach hinzu, so dass dort statt des einfachen Septum ebenfalls ein Septenpaar vorhanden war.

7) 24zähliges Stadium (Textfig. 19 *b*) von Bunodes; in allen sechs Zwischenfächern befinden sich Septenpaare, die beiden ventralen jedoch bloß in der Tiefe, dicht über der Fußscheibe.

Auf Grund dieser und der im vorigen Abschnitt mitgetheilten Beobachtungen über die embryonale und larvale Strahlgliederung der Hexaktinien komme ich zu dem Ergebnis, dass darin durchweg eine vollständige Unregelmäßigkeit herrscht. Allerdings ergiebt sie sich in den meisten Fällen ganz unzweideutig als Folge einer zeitlichen Verschiebung, einer vorzeitigen oder verspäteten Entstehung einzelner Strahlglieder in regelmäßigen Formen und kann schon desshalb keine ursprüngliche Erscheinung sein. Um aber jene ursprünglichen Grundformen überall sicher wiederzuerkennen, sind umfassendere Vergleiche nöthig, die noch andere Momente als die zeitliche Verschiebung zu berücksichtigen haben.

Bis zum 8zähligen Stadium ist es nicht schwer, als die wirkliche Grundform unserer Aktinien die strahlige herauszufinden (Textfig. 10*a*). Denn da die beiden (primären) Mitteltaschen und ihre vier Falten als ursprünglich gleichzeitige aufzufassen sind, so ist die erste Strahlgliederung eine biradiale; und durch das Hinzutreten der zwei weiteren primären Taschen und der vier Richtungsfalten wird daran nichts weiter geändert, als dass jene Gliederung in eine einfach radiale übergeht. Allerdings wird in dieser ganzen Periode der Schein einer bilateralen Grundform dadurch hervorgerufen, dass die beiden der Ventralhälfte angehörigen Hauptfalten durch ihre Länge und ihre Filamente einen Gegensatz von Rücken- und Bauchseite bestimmen (Fig. 73). Dies beruht aber ebenfalls nur auf einem zeitlichen Vorsprung der Hauptfalten vor den dorsolateralen, der schon im 8zähligen Stadium durch die Entwickelung der Filamente an den dorsolateralen Falten ausgeglichen wird. So bleibt bis zum 8zähligen Stadium die strahlige Grundform bestehen, wenn auch aus anderen Gründen die 4zählige Form von allen folgenden scharf zu trennen ist.

Ganz anders steht es mit der Abänderung der strahligen Grundform durch die Entwickelung der einseitigen Muskelpolster in den Septen und Falten der 8zähligen Larven. Allerdings besteht die dadurch erzeugte Bilateralsymmetrie (Textfig. 18*a*) nur sehr kurze Zeit, da durch die Entwickelung der nächsten vier Septen und der seitlichen Binnenfächer wieder eine ausgesprochene biradiale Form geschaffen und jene Bilateralsymmetrie beseitigt wird (Textfig. 18*b*). Trotzdem darf sie nicht eben so wie im 2- und 6zähligen Stadium aus einer verspäteten Bildung der neunten bis zwölften Falte und desshalb ebenfalls für belanglos erklärt werden. Denn in jenen früheren Stadien sind die nachrückenden Falten ursprüngliche Seiten- und Gegenstücke der vorher gebildeten Falten, die daher gelegentlich oder selbst in der Regel gleichzeitig mit ihnen auftreten; die neunte bis zwölfte Theilungsfalten gehören aber genetisch gar nicht zu den Haupt- und dorsolateralen Falten, deren ursprüngliche Beziehungen sie nur durch die neugebildeten einseitigen Muskelpolster verdecken und durch die neue Beziehung zu den Binnenfächern ersetzen. Mit andern Worten: im ersten Fall ist die Bilateralsymmetrie eine alsbald wieder ausgeglichene Unregelmäßigkeit einer Strahlform, im anderen Fall wird aber die Strahlform durch eine Neubildung (Muskelpolster) bilateral, um durch weitere Neubildungen (neunte bis zwölfte Theilungsfalten) zur ersten Grundform zurückzukehren.

Zu den zwei ersten, schon erwähnten Grundformen unserer Atinien, der 4- und der 8zähligen Strahlform, käme also eine 8zählige Bilateralform hinzu, die alsdann in die 12, 24zählige etc. biradiale Strahlform mit der Grundzahl sechs übergeht[1]. Es ist also jene Bilateralform für die meisten recenten Aktinien und Korallen eine bereits überholte Vorfahrenform, die wahrscheinlich unter anderen als den gegenwärtig maßgebenden Lebensbedingungen dieser Thiere entstand.

Über diesen Wechsel der Grundform bei jenen Zoantharien hat ja auch bisher kein Zweifel geherrscht; nur ist man in der Regel bei der allgemeinen Thatsache stehen geblieben, dass der einfachen oder biradialen Strahlform dieser Thiere eine bilaterale vorausging. Daraus lässt sich aber eine ausreichende Vorstellung über ihre nächsten Vorstufen nicht entnehmen, selbst wenn man hinzufügt, dass sie frei lebende waren (Ortmann 50). Es muss vielmehr versucht werden festzustellen, wie jene Vorstufen beschaffen waren und unter welchen Bedingungen die Bilateralsymmetrie entstand. Ein solcher Versuch wurde von Haake unternommen, der die Bilateralsymmetrie durchweg von der Stockbildung ableitete (25); ihm haben sich Heider (39) und neuerdings Carlgren (14) angeschlossen und folgerichtig geschlossen, dass die einzeln lebenden Aktinien aus den stockbildenden Steinkorallen hervorgingen. Nachgewiesen ist jedoch nur der richtende Einfluss des Stockes auf die Stellung der bilateralen Knospen vieler Polypen, keineswegs jedoch der Ursprung der Bilateralsymmetrie selbst aus jenem richtenden Einfluss, was eben zwei grundverschiedene Dinge sind, die nicht verwechselt werden dürfen. Jener angebliche Ursprung der Bilateralsymmetrie lässt sich nicht einmal hypothetisch annehmen, da zahlreiche Thatsachen das Gegentheil beweisen.

Die große Masse der stockbildenden Zoantharia, die Steinkorallen sowie die Antipathiden, haben einen einfach strahligen oder einen biradialen Bau, genau so wie die große Masse der solitären Zoantharia, nämlich die Hexaktinien; und den bilateralen stockbildenden Zoantheen stehen die bilateralen solitären Cereanthiden

[1] Die 8zähligen Larven von Aiptasia diaphana (Hertwig, 32) und Tealia sp. Boveri, 6) durchlaufen niemals das bilaterale Stadium, indem die beiden seitlichen Septen einander zugekehrte Muskelpolster besitzen (Textfig. 20 *b*). Die folgende Septenvermehrung dieser Aktinien verläuft daher auch anders als bei den übrigen Hexaktinien. Wahrscheinlich ist die larvale Bilateralsymmetrie bei ihnen nachträglich ganz unterdrückt worden.

und Edwardsien gegenüber[1]. Die bilateralen Larven der Steinkorallen und Hexaktinien beweisen aber nichts weiter als die Abstammung beider Gruppen von bilateralen Vorfahren, deren Grundform folglich die stockbildenden Korallen, statt sie zu konserviren oder wieder hervorzurufen, wie es HAACKE's Theorie entspräche, genau eben so wie die solitären Aktinien zurückgebildet haben, so dass sie nur noch auf das 8zählige Larvenstadium beschränkt blieb. Wenn aber die Stockbildung diese ererbte Bilateralsymmetrie nicht einmal zu fixiren vermag, so kann ihr vollends nicht die Wirkung zugeschrieben werden, sie zu erzeugen. Und in den übrigen angeführten Gruppen gleicht sich das Für und Wider hinsichtlich der fraglichen Hypothese mindestens aus, so dass sie im Ganzen durch die Thatsachen mehr Widerspruch als Zustimmung erfährt.

Zu den bei einer Untersuchung über den Ursprung der Bilateralsymmetrie zu berücksichtigenden Thatsachen gehört ferner der zuerst von O. und R. HERTWIG hervorgehobene Zusammenhang zwischen den Edwardsien und Hexaktinien. Die Edwardsien sind schon durch die geringste Septenzahl als die älteren Formen gekennzeichnet; als Vorfahren der Aktinien dokumentiren sie sich aber vor Allem durch den Umstand, dass die bestimmt gerichteten acht Muskelpolster in den 8zähligen Hexaktinienlarven wiederkehren (vgl. HADDON 26, BOVERI 6 u. A.). Dies wurde neuerdings dadurch bestätigt, dass sich in den Edwardsien neben den acht ursprünglichen Makrosepten acht bis zwölf winzige Mikrosepten gefunden haben (FAUROT), darunter die uns schon bekannten Septen 9 bis 12 der Hexaktinien als unverkennbare Merkmale des Übergangs zu den letzteren, wobei die ebenfalls frei lebenden Ilyanthiden (Halcampa, Ilyanthus) weitere Zwischenformen darstellen. An die Hexaktinien schließen sich aber ganz natürlich die Steinkorallen an. Denn die Stockbildung, die übrigens schon in der gelegentlichen Knospung an Stolonen bei manchen Hexaktinien vorgebildet und bei den Zoantheen zur Regel geworden ist, und die Skelettbildung, die ja wesentlich nur der durch die Weichtheile hergestellten Architektur folgt, ändern nichts an der bei den Steinkorallen wiederholten Grundform der Aktinien, können also nur als Merkmale einer weiter fortgeschrittenen Entwickelung der letzteren angesehen werden.

[1] Will man als weiteres Beispiel stockbildender Bilateralthiere noch die Alcyonarien anführen, so darf nicht vergessen werden, dass dagegen die stockbildenden Hydropolypen im Allgemeinen streng radial gebaut sind.

In dieser zusammenhängenden Reihe — Edwardsien, Hexaktinien, Steinkorallen — vollzieht sich der Übergang vom bilateralen zum Strahltypus lediglich dadurch, dass die später entstehenden Muskelpolster nicht mehr wie in dem 8zähligen Stadium beinahe sämmtlich nach einer und derselben Seite, sondern in ganz regelmäßigem Wechsel dorsal- und ventralwärts schauen. Dieser Unterschied in der Muskulatur der Edwardsien einerseits und der Hexaktinien und Steinkorallen andererseits lenkt die Aufmerksamkeit natürlich auf die verschiedene Lebensweise dieser Thiere. Die frei lebenden Edwardsien und Ilyanthiden bohren sich nicht nur nach Art des Cereanthus in den Meeresboden ein, sondern können auch recht gut mit einer Längsseite kriechen (QUATREFAGES 52, p. 75, FAUROT 20, p. 122, 128, 139, 157), während die Hexaktinien in der Regel mit ihrer Fußscheibe fest angeheftet sind. Für Cereanthus habe ich auch schon den Nachweis geführt (s. o. p. 297), dass seine Bilateralsymmetrie mit seiner schrägen Lage im Boden[1] in unverkennbarer Beziehung steht, indem die sogenannte Dorsalseite regelmäßig nach oben, die Ventralseite nach unten gekehrt ist. Andererseits sind die mit dem aboralen Ende befestigten Hexaktinien und Korallen auf eine allseitig gleiche Muskelthätigkeit angewiesen, wozu die Vertheilung ihrer Muskulatur aufs beste passt.

Trotzdem gestatten diese Beziehungen zwischen Bau und Lebensweise nicht, daraus den Schluss zu ziehen, dass die veränderte Lebensweise den Bau abänderte. Denn die 9. bis 12. Septen, die den bilateralen Typus in den radialen verwandeln, entstanden keineswegs erst bei den angehefteten Aktinien, sondern in rudimentärer Form schon bei den Edwardsien (s. o.), um bei den ebenfalls kriechenden und sich einbohrenden Ilyanthiden bereits bis zu einer vollkommen radialen Anordnung auszuwachsen. Wenn aber die kriechende und liegende Lebensweise aller dieser Polypen die Verwandlung der Bilateralform in die Strahlform nicht hindert, so ist es auch nicht denkbar, dass sie die Ursache der Bilateralsymmetrie gewesen wäre, so wenig wie die Anheftung der Hexaktinien die Ursache ihrer Strahlform war, die ja schon bei den frei lebenden Ilyanthiden entstand. Die Lebensweise kann also auf keinen Fall eine dieser Grundformen erst hervorgerufen haben.

---

[1] Eine ähnliche gebogene Lage nimmt nach ANDRES die Halcampa im Sandboden ein (2, Taf. IX).

Dagegen ist es wohl zulässig, anzunehmen, dass die Lebensweise den für sie besonders geeigneten Körperbau begünstigte und ausbreitete, sowie andererseits eine Veränderung desselben eine entsprechende Anpassung der Lebensweise begünstigen musste. Es ist daher gewiss kein Zufall, dass die Bilateralsymmetrie, wenn auch nicht ausschließlich, doch am vollkommensten bei den kriechenden Aktinien vorkommt, und dass die Strahlform wiederum bei den festsitzenden Aktinien am vollständigsten durchgeführt ist, wie z. B. bei Gyractis (Boveri 7), wo jede Spur einer Richtungsebene fehlt, oder wie bei Aiptasia diaphana (Hertwig 32) und einer Tealia sp. (Boveri 6), wo die bilaterale Larvenform vollständig ausgefallen ist. Solche allgemeine Beziehungen zwischen Bau und Lebensweise lassen sich aber doch nur in sehr bescheidenem Maße und jedenfalls nur in zweiter Stelle für stammesgeschichtliche Untersuchungen verwerthen; unsere vorläufige Musterung hat uns vielmehr gezeigt, dass die bestimmenden Änderungen der Körperform ganz spontan auftraten und dass dabei vor Allem die Entwickelung den Gang der Metamorphosen aufdeckt.

An die Schilderung der fortschreitenden Gliederung unserer Larven schließe ich hier noch einige Beobachtungen an, die das Mesoderm und gewisse eigenthümliche, rudimentäre Organe derselben Larven betreffen.

Es ist auffallend, wie verschieden das sogenannte Mesoderm in den Larven von gleicher Gliederung aber von verschiedenen Gattungen entwickelt ist. In den 8zähligen Larven aller drei Arten ist zwischen den beiden Epithelschichten der Körperwand und der Septen und Falten nichts weiter zu sehen als eine sich lebhaft färbende dünne und strukturlose Lamelle; eine Veränderung dieser Stützlamelle habe ich aber nur in den älteren Larven von Bunodes gemm., nicht in denen von Heliactis bellis angetroffen. Nachdem sie dicker geworden ist, lassen sich in ihr Faserzüge und Zellen unterscheiden. Die ersteren durchziehen die Körperwand in jeder Richtung, bald mehr glatt, bald wellenförmig gebogen, und dringen an der Basis jedes Septum in dieses ein; die mit Ausläufern versehenen Zellen liegen zwischen den Fasern, meist ihrem Zuge folgend. Das parietale Ektoderm ist alsdann von dieser Stützlamelle nur noch stellenweise scharf getrennt; dazwischen ist die Grenze ganz unbestimmt und der anstoßende basale Theil des Ektoderms völlig aufgelockert, so dass es bei einzelnen Zellen zweifelhaft bleibt, ob sie noch dem Ektoderm oder

schon der Stützlamelle angehören. Ich erblicke darin eine unregelmäßige Einwanderung oder Einverleibung ektodermaler Theile in die parietale Stützlamelle, deren zellige Elemente daher insgesammt auf das Ektoderm zurückzuführen wären, wie es zuerst KOWALEWSKY angegeben hat. In den Septen, wo die Stützlamelle ganz ähnliche Verhältnisse aufweist, wird wohl das Entoderm dieselbe Rolle spielen wie das Ektoderm der Körperwand.

Bei den gleich alten Larven von Heliactis habe ich, wie gesagt, von der eben beschriebenen Mesodermbildung nichts gesehen, statt dessen aber eigenthümliche Einwüchse des Ektoderms in die Stützlamelle angetroffen, die wiederum den anderen Larven fehlten. Sie zeigen sich nur in der aboralen Hälfte der Larve und gehen von den scharfkantigen Leisten des Ektoderms aus, die in Folge seiner Einsenkung längs der Septenbasen in diese eindringen. Von diesen Leisten entspringen in den acht ersten Septen solide cylindrische Stränge, die in den Septen hinaufwachsen und unter allmählicher Verschmächtigung nach längerem oder kürzerem Verlauf enden. Gelegentlich spaltet sich ein solcher Strang in zwei oder drei, und bisweilen lässt sich von der äußeren Ektodermbucht her ein feiner Spalt oder Kanal bis in die Basis des Stranges verfolgen[1].

Was aus diesen Strängen wird, habe ich nicht feststellen können. Vielleicht entwickeln sie sich zu solchen Kanälen, wie sie bei den Zoantheen vorkommen (vgl. MÜLLER, 49) und nach HADDON und SHACKLETON vom Ektoderm abstammen sollen (27, vgl. auch 11); andererseits könnten sie mit den Strängen verglichen werden, die bei der von KOROTNEFF beschriebenen Gastrodes parasitica in zwei symmetrischen Septen von je einer Ektodermeinstülpung aufwärts wachsen (38). Ich erwähne diese Möglichkeit mit allem Vorbehalt, da diese selben Septen von Gastrodes bereits in ganz abweichendem Sinn gedeutet wurden. EHLERS hält sie für rudimentäre Sclerosepten (38, p. 618 Anm.), HEIDER, der Gastrodes für eine Ctenophorenlarve erklärt (30), sieht in ihnen die rudimentären Anlagen der Tentakel und Tentakeltaschen der Ctenophoren. KOROTNEFF selbst endlich möchte dieselben Organe von Gastrodes mit den von mir aufgefundenen peristomalen Septaltrichtern der Scyphostomen in Beziehung bringen. Ich könnte nun alle diese Deutungen auf sich beruhen lassen, wenn nicht diejenige von KOROTNEFF meine weiteren

[1] Dieselbe Bildung traf ich einmal in einem Septum der noch zu beschreibenden Tetractis jonica.

Beobachtungen an den Aktinien unmittelbar berührte. Ich kann nämlich die Ansicht KOROTNEFF's nicht theilen, weil die Stränge von Gastrodes den entgegengesetzten Ursprung und Verlauf haben wie die Septaltrichter — aus der Tiefe der Septen hinauf, statt umgekehrt — und dies keineswegs für die Folge einer Rückbildung erklärt werden kann; denn die rudimentären Homologa jener Trichter habe ich bei Cereanthus, Cereactis, Bunodes, Heliactis in der normalen Lage wiedergefunden. Dieser meiner Deutung liegen folgende Thatsachen zu Grunde.

Bei zwei 8zähligen Cereactislarven zeigte sich je eine taschenförmige Einsenkung des peristomalen Ektoderms in ein Richtungsseptum (Fig. 74). Durch die mit einer weiten Lichtung versehene Tasche wurde das Septum gegen eine der angrenzenden Magentaschen vorgewölbt. In geringer Tiefe verliert sich allerdings die Lichtung der Tasche, aber ihr Boden setzt sich noch in einen kurzen soliden Zapfen fort (Fig. 75). In beiden Fällen war die trichterförmige Einsenkung gegen das im Übrigen völlig glatte peristomale Ektoderm ganz scharf abgegrenzt; dies und die solide Fortsetzung schließen jede zufällige Faltenbildung aus. Ganz gleiche peristomale Taschen fand ich bei Heliactis und Bunodes, aber nicht nur in der Einzahl, sondern mehrfach an demselben Thier und in ganz verschiedenen Septen. Bei den 24zähligen Bunodes ließ sich besonders gut beobachten, dass die Taschen nach innen von den Tentakelbasen, also unzweifelhaft im Bereich ihres Peristoms lagen. Auch bei Cereanthus *b* traf ich auf eine solche Tasche (Fig. 27); dort könnte sie allerdings als eine zufällige Einbuchtung einer der beschriebenen engen Peristomfurchen zwischen den Tentakeln erscheinen, wenn nicht der Vergleich mit Cereactis und Heliactis, wo die septalen Einsenkungen des Peristoms noch vor dem Erscheinen der Tentakel sich am vollkommensten präsentiren, die Deutung der homologen Bildungen bei Cereanthus als selbständiger Anlagen sicherstellte[1].

Von einer weiteren Ausbildung dieser peristomalen Taschen in den heranwachsenden Aktinien ist mir nichts bekannt; wahrscheinlich verschwinden sie im weiteren Verlauf der Entwicklung und erweisen sich folglich als larvale Bildungen, deren unbeständiges Auftreten ihre Bedeutung als Rudimente vollends bestätigt. Als solche

[1] Bei Heliactis beobachtete ich gelegentlich unregelmäßige Peristomfurchen, die sich nicht in septale Einsenkungen fortsetzten und wahrscheinlich durch Kontraktionen erzeugt waren. Damit haben die regelmäßig gebildeten Septaltaschen natürlich nichts gemein.

weisen sie auf eine Vorfahrenform zurück, die mit ähnlichen aber funktionirenden und daher beständigen, regelmäßig angeordneten Organen versehen war. Von solchen Organen wüsste ich nur die schon genannten Septaltrichter der Scyphostomen und der niederen Scyphomedusen (Stauro-, Cubomedusen) zu nennen, die nach Ursprung, Form und Lagebeziehungen mit jenen peristomalen Taschen der Aktinienlarven durchaus übereinstimmen. Dies zwingt uns zur Annahme, dass die beiderlei Organe homologe Bildungen sind, und dass die Stammform der Cereanthiden und Hexaktinien die Septaltrichter der Scyphomedusen besaß. Die natürlichen Folgerungen dieses Ergebnisses werden im nächsten Abschnitt zur Sprache kommen.

5. Über die Verwandtschaftsbeziehungen der Aktinien.

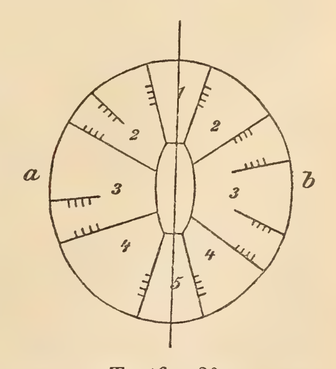
Der Versuch, den stammesgeschichtlichen Zusammenhang der Aktinien unter einander und mit anderen Scyphopolypen festzustellen, begegnet dadurch großen Schwierigkeiten, dass die Entwickelungsgeschichte nur von ganz wenigen dieser Formen bekannt ist, und dass ferner bei ihnen oft eine außerordentliche Variabilität herrscht, die namentlich auf den späteren Stufen den ursprünglichen Typus verdeckt (vgl. PARKER, 51). Es muss sich daher ein solcher Versuch mehr als sonst auf Übereinstimmungen stützen, deren Homologie noch nicht sichergestellt ist.

Am besten fügen sich die zwei großen Gruppen der Hexaktinien und der Steinkorallen nach Bau und Entwickelung zusammen; man könnte die Korallen geradezu als skelettbildende Hexaktinien bezeichnen. Aus der Entwickelung dieser Polypen wurde ferner alsbald erkannt, dass sie von Edwardsia-artigen 8zähligen Formen abstammten (HADDON, MCMURRICH, BOVERI); und wenn man davon absieht, dass schon die Edwardsien selbst durch ihre rudimentären Mikrosepten die Metamorphose in echte Hexaktinien andeuten, so offenbaren doch die Halcampa (12zählige Form — HERTWIG, FAUROT), die Gonaktinien (16zählige Form — BLOCHMANN, BOVERI) und die Protanthea (20zählige Form — CARLGREN, 10) alle einzelnen Stufen jenes Übergangs.

Daneben giebt es aber eine größere Anzahl von Aktinien, deren Beziehungen zu der genannten Reihe Edwardsia-Hexaktinien noch nicht unmittelbar festgestellt werden können. Die Monauleae (HERTWIG, 33) mit sieben Binnenfächern (einschließlich ein Richtungsfach) und die Holaktinien (BOVERI, 7) mit lauter gleichen Binnenfächern ohne jedes Richtungsfach glaubte BOVERI vom 8zähligen Edwardsia-

typus in der Weise ableiten zu dürfen, dass gleichzeitig mit den Haupt- und dorsolateralen Septen auch die dorsalen Richtungssepten (Monauleae) oder die dorsalen und ventralen Richtungssepten (Holactiniae) durch neue Septen zu Paaren ergänzt würden. Nach dieser Auffassung wären also beide Gruppen als selbständige Ausbildungen des Edwardsiatypus den Hexaktinien, deren Grundzahl 6 bei ihnen fehlt, nur koordinirt. Ich halte es dagegen für wahrscheinlicher, dass auch in diesen Fällen, so wie es sonst die Regel ist, zuerst die vier Septen 9 bis 12 das 12zählige Stadium mit den sechs Binnenfächern, also die einfachste Hexaktinienform herstellen, ehe sie durch weitere Septenbildung wieder aufgehoben wird. Diese Auffassung wird ganz besonders dadurch unterstützt, dass nach Parker das außerordentlich variable Metridium marginatum M. Edw. sehr häufig statt des normalen Hexaktinientypus denjenigen der Monauleae entwickelt, was natürlich nur so zu verstehen ist, dass nach dem 12zähligen Stadium in den Taschen 4^r—4^l statt eines neuen Septenpaares (Gonaktinienform) nur ein neues Septum erscheint, das sich mit dem benachbarten Richtungsseptum paarte. Wenn aber unter diesen Umständen die Monauleae sich als abgeänderte Hexaktinien ergeben, so gilt dies natürlich in gleicher Weise für die Holaktinien.

Für die Paraktinien (Hertwig) hat Boveri selbst die Abstammung von echten Hexaktinien angenommen, was mir das Natürlichste scheint. Damit ist aber die Möglichkeit beseitigt, dass die Paraktinien wegen der Grundzahl 4 direkte Beziehungen zu den fossilen Tetracorallien offenbarten (33, p. 86).

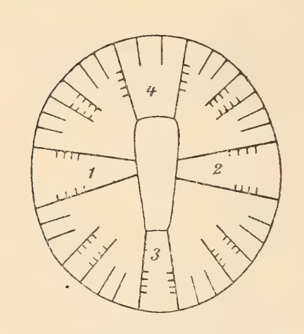


Textfig. 20.
a, normale 12zählige Hexaktinienlarve; *b*, 12zählige Larve von Aiptasia diaphana und Tealia sp.

Ganz anders gestaltet sich die Entwickelungsgeschichte von Aiptasia diaphana (Hertwig, 32) und von Tealia sp. (Boveri, 7). Auf den weit vorgeschrittenen Stufen sind sie vollkommene Hexaktinien; vorher durchlaufen sie aber kein Edwardsiastadium, da die Muskelpolster beider seitlichen Septen der 8zähligen Larve einander zugekehrt sind und die Septen 9 bis 12 paarweise innerhalb beider Mitteltaschen auftreten (Textfig. 20 *b*). Die radiale Abordnung wird also zu keiner Zeit durch eine wirkliche Bilateralsymmetrie unter-

brochen. Für diese auffallende Erscheinung weiß ich keine andere Erklärung anzuführen, als dass das Edwardsiastadium auch in diesen Fällen einst bestanden hatte, aber durch die Umkehrung eines seitlichen Muskelpolsters beseitigt worden ist, worauf auch die Vertheilung der Septen 9 bis 12 sich entsprechend änderte. Diese Annahme wird dadurch gerechtfertigt, dass solche Umkehrungen der Muskelpolster ausnahmsweise auch bei anderen Hexaktinien vorkommen (PARKER), und dass der ganze Vorgang nur einen weiteren Schritt in der Gesammtentwickelung der Hexaktinien darstellt, die auf die Beseitigung der ererbten Bilateralsymmetrie gerichtet ist, sie aber in der Regel noch in den Larven konservirt hat. Aiptasia diaphana und Tealia sp. haben auch diesen Rest eingebüßt.

Am unsichersten ist die genealogische Stellung der Zoantheen, deren vorgeschrittene Bildungsstufen einen von allen übrigen Aktinien völlig abweichenden Typus zeigen, während ihre Embryonalentwickelung noch ganz unbekannt ist. Daher ist ihre Ableitung vom Edwardsiatypus (McMURRICH, FAUROT, BOVERI) eine rein hypothetische, während die von v. BENEDEN vertretene Ansicht, dass sie, ganz unabhängig von Edwardsien, von sechszähligen Urformen abstammen (3), durch manche Befunde gestützt wird, ohne doch volle Beweiskraft zu haben.



Textfig. 21.
Tetractis jonica. *1—3*, Binnenfächer, *4*, Richtungstasche.

Nicht besser steht es mit einer kleinen Aktinie, die ich in verschiedenen Altersstufen an einer seichten, pflanzenreichen Stelle des Meeres bei Corfu fischte. Ihr größter Durchmesser betrug 0,5—1,23 mm, die Farbe war bräunlich; der niedrige Körper verschmälerte sich von der breiten Basis gegen die Mundscheibe zu einer konischen Gestalt, die Tentakel blieben bei der Konservirung gestreckt (Fig. 80). Die ältesten Exemplare besaßen vier ins Kreuz gestellte Makroseptenpaare, eines davon mit nach außen gekehrten, die drei anderen mit einander zugekehrten Muskelpolstern (Textfig. 21). Jenes erstere Paar umschließt eine breite Richtungstasche (4), mit zwei seitlichen Tentakeln und einem asymmetrisch dazwischen gestellten Mikroseptum (Fig. 81), worin ich eine künftige Dreitheilung der Tasche angedeutet sehe. Die gegenüberliegende Richtungstasche (3) und die

beiden seitlichen Taschen (1, 2) waren schmal und ungetheilt. In den vier Zwischenräumen befanden sich Mikrosepten in einer nicht ganz regelmäßigen Anordnung, doch so, dass man die fortschreitende Dreitheilung durch je ein Septenpaar erkennen konnte (Textfig. 21, Fig. 81, 82). Jede mittlere Abtheilung blieb einfach, während die seitlichen sich wieder in derselben Art und zwar von der Basis her theilten. Nach Vervollständigung der eingeleiteten Theilungen mussten 34 Septen vorhanden sein, thatsächlich zählte ich aber erst 28.

Unter dem Tentakelkranz buchten sich beide Seitentaschen so weit aus, dass dadurch ansehnliche äußere Vorsprünge entstehen, an der Unterseite mit kleineren warzenförmigen Ausstülpungen besetzt (Fig. 80, 82). Dicht über der Basis gehen von der einfachen Richtungstasche und den mittleren Abtheilungen jeder Dreitheilung ähnliche Vorsprünge aus. In der Außenwand, namentlich längs der Seitentaschen, liegt eine dünne ektodermale Schicht von Längsmuskeln.

Diese älteren Exemplare waren freilich noch nicht geschlechtsreif, aber nach der Zahl der Septen doch schon so weit ausgewachsen, dass eine spätere grundsätzliche Änderung der Strahlgliederung ausgeschlossen ist. Die jüngeren Thiere dieser Art besitzen die Ausbuchtungen noch nicht, nur Spuren der Muskelpolster und eine sehr unregelmäßige Septenbildung, so dass daraus überhaupt kein bestimmter Typus zu entnehmen war. In einigen Fällen konnte ich zwischen zahlreichen Mikrosepten die drei einfachen Binnenfächer erkennen, aber nicht die getheilte Richtungstasche, so dass ihre Septen nicht zu den ältesten Makrosepten zu gehören scheinen. Jedenfalls fehlt unserer Aktinie das sonst so weit verbreitete Larvenstadium mit acht Makrosepten und die spätere Gliederung nach der Grundzahl 6, sowie andererseits die Merkmale der Zoantheen. Nach ihrer Größe und den Ausbuchtungen gleicht sie der Bunodeopsis strumosa Andres (2) oder der Hoplophoria coralligens Wilson (58); doch ist die letztere eine regelmäßige Hexaktinie, und von Bunodeopsis ist die innere Gliederung unbekannt, so dass ich die beschriebene Form vorläufig noch als eine neue Art betrachten muss, für die ich den Namen T e t r a c t i s j o n i c a vorschlage. Das Einzige, was Tetractis sowie die Zoantheen mit den Hexaktinien und deren nächsten Verwandten gemeinsam haben, sind die Binnenfächer; ob dies aber der Rest einer ursprünglich viel größeren verwandtschaftlichen Übereinstimmung oder nur eine Parallelbildung ist, wird eine spätere Untersuchung zu entscheiden haben.

Sieht man von diesen zweifelhaften Formen ab, so lässt sich die Hauptmasse der Aktinien nebst den Steinkorallen auf die biradiale 12zählige Hexaktinienform, diese auf die bilaterale 8zählige Edwardsienform und in letzter Linie auf die primäre 4zählige Strahlform zurückführen[1]. Nur eine Gruppe der Aktinien macht hiervon eine Ausnahme — die Cereanthiden. Allerdings weist auch ihre Entwickelung ganz unzweideutig auf die 4zählige Urform hin; statt aber durch eine Dreitheilung der dorsalen und ventralen Tasche in die 8zählige Edwardsienform überzugehen, wird sie bei Cereanthus durch die einfache Halbirung der Seitentaschen in eine 6zählige Form verwandelt, die durch das vorzeitige Erscheinen und die Lage jener ersten Theilungssepten sich scharf von den folgenden Entwickelungsstufen unterscheidet, die durch die fortgesetzten Theilungen der ventralen Richtungstasche gekennzeichnet sind. Eben desshalb ist das flüchtige 8zählige Stadium der Cereanthiden mit dem Edwardsienstadium gar nicht vergleichbar (p. 332, 342). Ihre Stammesentwicklung divergirte vielmehr schon von der 4zähligen Stammform an mit der Stammesentwickelung der übrigen Aktinien.

In dieser Beziehung schließen sich die Antipathiden durchaus den Cereanthiden an. Sie besitzen unter ihren sechs Tentakeln zwei kleinere Richtungstaschen und vier größere Seitentaschen; die letzteren sind aber durch vier kurze, nicht bis zur Schlundpforte hinabreichende Septen noch einmal getheilt, und bei A. glaberrima kommt noch ein sechstes Septenpaar hinzu, wodurch die regelmäßige Strahlform bilateral abgeändert wird. Ich habe diese von Koch (35) festgestellten Thatsachen bei A. glaberrima durchaus bestätigt gefunden. Bei der Untersuchung der jüngeren Individuen bis hinab zu den Knospen, die äußerlich erst durch zwei kleine Höcker (die Richtungstentakel) angedeutet sind, zeigte sich aber, dass jene zwei bis drei kleinen Septenpaare in den großen Seitentaschen nicht gleich Anfangs vorhanden sind, sondern erst später und unregelmäßig auftreten, so dass man auch ohne Kenntnis der Entwickelungsgeschichte der Antipathiden, die wohl nicht so bald bekannt werden dürfte, annehmen darf, dass die sechs ersten Taschen und Septen

[1] Ich gehe dabei von der Voraussetzung aus, dass die Edwardsien selbst sich eben so entwickeln wie die entsprechenden Larven der Hexaktinien. Mark beobachtete allerdings tentakellose Edwardsialarven (46), zeichnet aber von der jüngsten Larve, die übrigens schon 6zählig war, nur einen Querdurchschnitt unterhalb des Schlundes, woraus über die Magentaschen nichts zu entnehmen ist.

die ursprünglichen sind, zu denen auch allein die sechs Tentakel gehören. Ein Blick auf dieses früheste 6zählige Stadium der Antipathiden bezeugt nun die große Übereinstimmung mit der 6zähligen Cereanthuslarve (vgl. Fig. 4 und 83), so dass man vorläufig nicht umhin kann, beide Gruppen in nähere Beziehung zu bringen und vielleicht mit Einschluss der Zoantheen (s. o. p. 354) als Abkömmlinge einer 6zähligen Stammform denen einer 8zähligen Stammform (Edwardsien etc.) entgegenzusetzen [1].

Ich hebe hier ausdrücklich hervor, dass die Abgrenzung dieser zwei Hauptgruppen der Zoantharia in so fern nur eine vorläufige sein kann, als neue Thatsachen, namentlich die Entwickelungsgeschichte der Antipathiden, auch ganz neue verwandtschaftliche Beziehungen aufdecken könnten. Sicher scheint mir aber die angegebene Divergenz zwischen den Cereanthiden und allen übrigen Aktinien nebst den Steinkorallen, und folglich der gemeinsame Ursprung aller dieser Polypen und wahrscheinlich aller Zoantharien von einer 4zähligen Urform zu sein. Mit nicht geringerer Wahrscheinlichkeit dürfte das Letztere auch für die Alcyonarien Geltung finden. Denn obgleich die unvollkommenen Daten ihrer Entwickelungsgeschichte (KOWALEWSKY 40) es nicht erkennen lassen [2], glaube ich es dennoch aus gewissen anderen Beobachtungen erschließen zu dürfen.

An den allerjüngsten Knospen von Anthelia glauca, die einen Schlund noch nicht besitzen, finde ich in den obersten Querdurchschnitten vier ins Kreuz gestellte Magentaschen, die sich im Centrum berühren, aber seitlich entweder gar nicht zusammenstoßen oder doch nur sehr unvollkommene Septen bilden (Fig. 76). Sie können daher nur selbständig entstanden, d. h. primäre Taschen sein. Zwei einander gegenüberliegende von diesen vier primären Taschen erweitern sich abwärts bedeutend (3, 4), die zwei anderen nicht (1, 2); in einer gewissen Tiefe öffnen sie sich centralwärts in einander, d. h. verwandeln sich in offene Rinnen mit Magenfalten im Umkreise eines gemeinsamen Darmraumes (Fig. 78, 79). Die zwei kleineren (1, 2) und eine große Tasche (4) gehen ungetheilt in ihre Rinnen über; die zweite große Tasche (3) wird aber dort, wo sie sich erweitert,

---

[1] Auf Grund dieses Ergebnisses kann ich den Versuch von BROOK (8), die Aktinien überhaupt von Antipathiden-ähnlichen Vorfahren abzuleiten, nicht zustimmen.

[2] Übrigens ist hier zu bemerken, dass die eben 8zählig gewordenen Alcyonarienlarven zwei symmetrische größere Taschen besitzen, von denen KOWALEWSKY selbst vermuthet, dass sie die zuerst entstandenen seien.

von einer Falte durchquert (Fig. 77, 78), und ihre Rinne noch von einer zweiten Falte (Fig. 79). Diese beiden Falten sind offenbar sekundäre Theilungsfalten; dies wird dadurch bestätigt, dass die zwei noch ausstehenden Falten, die doch nur als die Gegenstücke der erstgenannten in der anderen großen Tasche 4 zu erwarten sind, eben nur als sekundäre Theilungsfalten entstehen können.

Die in Entwickelung begriffenen Knospen von Anthelia glauca zeigen also sehr deutlich eine durch vier primäre Magentaschen hergestellte Gliederung, die durch zwei Dreitheilungen in den beiden größeren Taschen in eine 8zählige Form übergeführt wird — eine genaue Wiederholung der Entwickelung einer 8zähligen Aktinie. Allerdings bedarf auch dieser Befund noch der Bestätigung durch die Entwickelungsgeschichte. Dafür giebt es aber noch ein zweites zustimmendes Indicium. Zu den häufigsten Varietäten des Metridium marginatum gehört nach Parker diejenige mit acht Makrosepten und acht Muskelpolstern in der für die Alcyonarien typischen Anordnung (51). Darin spricht sich unzweifelhaft eine nähere Verwandtschaft zwischen den Alcyonarien und den Zoantharien des 8zähligen Typus aus; beide erscheinen nur als späte Divergenten desselben Stammes, was die geschilderte Entwickelung der Anthelia entschieden bestätigt. Daraus folgt, dass die schon charakterisirte Stammform der Zoantharien gleichzeitig diejenige aller Scyphopolypen ist — eine Stammform, die uns auch, wie ich es schon vor Jahren aussprach (23), thatsächlich bekannt ist in dem jüngsten polypoiden Scyphostoma.

Diese Schlussfolgerung lässt sich aber gegenwärtig noch viel bestimmter begründen, nachdem ich in den Larven verschiedener Aktinien rudimentäre Septaltrichter nachgewiesen habe, die folglich in der gemeinsamen Stammform dieser Polypen und daher der Scyphopolypen überhaupt vorhanden gewesen sein müssen[1]. Danach steht es fest, dass diese Stammform der Scyphopolypen mit den Scyphostomen nicht nur in der Gliederung, sondern auch in einem

[1] Von der Anwesenheit solcher Rudimente bei anderen Scyphopolypen als den Cereanthiden und einigen Hexaktinien ist freilich noch nichts bekannt; dies kann aber die Annahme, dass jene Organe der Stammform aller Scyphopolypen eigen waren, nicht beeinträchtigen. Denn auch in dem unwahrscheinlichen Fall, dass die fraglichen Rudimente nur auf jene von mir untersuchten Formen beschränkt seien, liegt es auf der Hand, dass, wenn solche Reste schon in der einzelnen Art unbeständig sind, sie in größeren Gruppen ganz in Wegfall gekommen sein können, ohne dass daraus geschlossen werden dürfte, sie hätten vorher nicht existirt.

Merkmal (Septaltrichter) übereinstimmte, das nur noch bei den Scyphomedusen vorkommt; oder dass mit anderen Worten das polypoide Scyphostoma das Abbild einer gemeinsamen Stammform der Scyphopolypen und Scyphomedusen ist. Die Septaltrichter des Scyphostoma bleiben bekanntlich nur bei den niedersten Scyphomedusen (»Scyphostomiden« 23) erhalten und verlieren sich bei den weiter vorgeschrittenen Formen dieser Medusen, so dass ihre Rückbildung in der Stammesgeschichte der Scyphopolypen keineswegs eine Ausnahme bildet.

Diese Bestätigung meiner in Kürze schon früher vertretenen Auffassung von der Stammesverwandtschaft der Scyphomedusen und Scyphopolypen enthält auch die bündigste Widerlegung der seither dagegen erhobenen Einsprüche. H. WILSON erkannte zwar jene Verwandtschaft im Allgemeinen an, hielt aber die Scyphostomaform nicht für den gemeinsamen Ausgangspunkt, sondern war der Ansicht, dass sie und folglich auch die Scyphomedusen allmählich aus den embryonalen Zuständen der Steinkorallen hervorgingen; und zwar wesentlich desshalb, weil jene Form in der Entwickelung der Korallen fehle. Ich zeigte aber schon, dass die Grundform mit den vier primären Magentaschen auch in der Entwickelung der Korallen nicht zu verkennen ist (s. p. 340); und nachdem durch die Entdeckung der Septaltrichter der Aktinien ihre Abstammung von der Scyphostomaform sichergestellt ist, kann für die Korallen erst recht nicht das Gegentheil angenommen werden.

Ferner hat sich HEIDER aus ähnlichen Gründen gegen meine Auffassung ausgesprochen (39, p. 80). Er hob namentlich hervor, »dass die Scyphopolypen (Scyphostomen[1]) durch den Besitz von Septaltrichtern und die ektodermale Entstehung der Längsmuskeln von den Anthozoen sich trennen, wozu noch als weitere unterscheidende Merkmale die verschiedene Art der Entstehung der vier

[1] Von dem früheren Gebrauch, ausschließlich das Scyphostoma oder die durch dasselbe repräsentirte Polypenform als »Scyphopolyp« zu bezeichnen, sehe ich nach wie vor ab, und zwar in erster Linie desshalb, weil durch diese Bezeichnung der Irrthum immer von Neuem erregt wird, dass alle Scyphostomen Polypen seien. Nachdem ich schon längst nachgewiesen habe, dass die Scyphostomen nur eine kurze erste Zeit polypoid und in der viel längeren Folgezeit medusoide Formen sind, ist es zur Beseitigung jedes Missverständnisses empfehlenswerther, diesen Medusenlarven ausschließlich ihren ursprünglichen Namen »Scyphostoma« zu belassen. Dann liegt aber kein Grund vor, den Anthozoen den Namen »Scyphopolypi« vorzuenthalten, der die Beziehung zu den Scyphomedusen sehr passend andeutet.

ersten Magentaschen und manche Unterschiede im histiologischen Gesammtcharakter (stärkere Entwickelung des Mesodermgewebes bei den Anthozoen) kommen«. Dies Alles trifft gegenwärtig nicht mehr zu. Denn die Scyphopolypen (Anthozoen) besitzen als Abkömmlinge von scyphostoma-ähnlichen Vorfahren thatsächlich Rudimente der Septaltrichter, nachdem deren Muskelstränge eben so wie bei den Medusen durch andere Muskeln ersetzt sind; ferner habe ich die von mir zuerst bei den Scyphostomen entdeckte »primäre« Bildung der vier ersten Magentaschen und Septen, wenn auch theilweise ebenfalls in rudimentärer Form, bei recht verschiedenen Scyphopolypen nachgewiesen. Endlich ist das von HEIDER bei den letzteren vermisste schwache Mesoderm wenigstens bei den Cereanthiden und Edwardsien vorhanden (HERTWIG 32, Taf. I, VIII), im Übrigen aber ein sehr fragwürdiges Merkmal, da dieses Gewebe erst spät zur Entwickelung kommt und daher bei den jüngsten polypoiden Scyphostomen, den einzigen Vorbildern der eigentlichen Stammform, noch gar nicht ausgebildet sein konnte. Es kann daher von einem grundsätzlichen oder nur wesentlichen Unterschied zwischen jenen Scyphostomen und der Stammform der heutigen Scyphopolypen gar nicht mehr gesprochen werden.

6. Die Scyphozoa.

Nachdem ich die verwandtschaftlichen Beziehungen der Scyphomedusen und Scyphopolypen als divergenter Abkömmlinge einer gemeinsamen Stammform dargelegt habe, ist ihre von mir gleichfalls schon früher vorgeschlagene Zusammenfassung als »Scyphozoa« ganz selbstverständlich. Diese Terminologie ist von einigen Seiten (LANG, HATSCHEK) gebilligt worden, von anderen nicht. Die hauptsächlichen Einwendungen dagegen stützen sich immer auf den angeblichen, wesentlichen Unterschied zwischen den Scyphostomen und den »Anthozoen« (vgl. HEIDER a. a. O.); nachdem dieser Grund sich als unzutreffend erwiesen hat, ist auch der Widerspruch gegen jene Terminologie gegenstandslos geworden.

Ich bin aber bei der Aufstellung einer gemeinsamen Abstammung der Scyphomedusen und Scyphopolypen von scyphostoma-artigen Formen nicht stehen geblieben, sondern glaubte aus der Entwickelungsgeschichte der Scyphostomen selbst entnehmen zu können, dass eine noch weiter zurückliegende Stammform, die Scyphula, neben jenen Scyphostomaformen auch den Ctenophoren zum Ausgangspunkt diente und sich andererseits unabhängig von den ältesten Hydrozoen

direkt aus planula-ähnlichen Urformen entwickelt habe. Gegen diese Auffassung hat man sich, mit Ausnahme von LANG (45), ablehnend verhalten, indem die ältere Anschauung, dass alle Polypen und Medusen oder die Gesammtheit der eigentlichen Cnidaria von einem hydra-ähnlichen festsitzenden Polyp (Archhydra) abzuleiten seien, maßgebend blieb, und außerdem die neue Auffassung Anklang fand, dass die Ctenophoren von jenen Cnidaria ganz abzulösen und als besonderer Stamm zu behandeln seien. Meines Erachtens geht aber die Archhydra-Theorie in der Centralisirung, die zweite Ansicht umgekehrt in der Trennung zu weit.

Unter der Scyphula verstehe ich die Vorstufe des Scyphostoma, in der der ektodermale Schlund und die vier primären Magentaschen und Septen schon gebildet sind, aber die Tentakel, die Septaltrichter und die festsitzende Lebensweise noch ausstehen (23, p. 14). Sie bewegt sich frei durch Wimpern[1]. Die ihr vorausgehende Planula stimmt mit der Planula der Hydropolypen vollkommen überein; ich habe desshalb darin das Abbild einer allen Nesselthieren gemeinsamen Stammform und ferner eben so anerkannt, dass der daraus unmittelbar hervorgehende Hydropolyp, die Archhydra als Stammform aller Hydrozoa anzusehen sei (a. a. O. p. 53). Nun kann man ja a priori die Möglichkeit zugeben, wie ich es selbst gethan habe (p. 54), dass eben dieselbe Archhydra auch der Ausgangspunkt der Scyphopolypen und Scyphomedusen, d. h. also zunächst der Scyphulaform gewesen sei. Die nähere Untersuchung der Scyphula macht jedoch einen solchen Ursprung nicht wahrscheinlich, und dagegen hilft auch das Anrufen der Cänogenie (vgl. HEIDER 39, p. 80) gar nichts; denn dies hieße nur, eine bloße Möglichkeit durch eine andere stützen.

Die Archhydra ist ein einfach schlauchförmiger Polyp, dessen Strahlgliederung allenfalls durch den Tentakelkranz angedeutet ist, und der von der vorausgegangenen Stufe der freischwimmenden Planula vor Allem durch seine Anheftung unter Verlust der Wimpern unterschieden ist. Die Scyphula verliert dagegen ihre Wimpern nicht; und da diese sogar bis weit in das Scyphostomastadium hinein erhalten und funktionsfähig bleiben, kann eine bei gewissen Arten (Aurelia aur.) häufige frühere Anheftung der Scyphula sie nicht schlechtweg zu einem sessilen Polyp stempeln. Man muss nur

---

[1] Bei Aurelia aurita befestigt sich allerdings in der Regel schon die Scyphula, bei Cotylorhiza tuberculata aber erst das vorgeschrittene Scyphostoma, das übrigens Wimpern und Schwimmfähigkeit noch lange behält.

beobachtet haben, wie leicht selbst ältere Scyphostomen sich ablösen lassen und wie lebhaft sie alsdann herumschwimmen, um zur Überzeugung zu gelangen, dass diese Larven erst den Übergang zur festsitzenden Lebensweise vermitteln und dass daher die viel jüngere Scyphula erst recht zu den freien Larven zu rechnen ist. Hand in Hand damit geht die späte Entwickelung der Tentakel der Scyphozoa, die nicht wie bei den Hydropolypen unabhängig von einer inneren Gliederung, sondern im genauen Anschluss an die vorausgegangene Bildung der Magentaschen, gewissermaßen als deren Fortsetzungen entstehen und daher sich erst nach dem Scyphulastadium einstellen.

Mit einem Wort: die Merkmale der Archhydra, die sessile Lebensweise, der Mangel des Wimperkleides und die Tentakelbildung fehlen der Scyphula und stellen sich erst im Scyphostoma ein. Und selbst wenn sie sich schon an der Scyphula zeigten, wäre für die fragliche Archhydra-Theorie nichts gewonnen; denn zweifellos soll doch die mit Schlund und Magentaschen versehene Scyphula selbst nicht ein Abbild der Archhydra sein, sondern dieses ihr vorausgehen. Eine solche Vorstufe der Scyphula fehlt aber natürlich vollends; denn wenn man ihre besonderen Merkmale, den Schlund und die Magentaschen, in Abzug bringt, so bleibt nur eine einfache Planula übrig[1]. Die Scyphula geht eben durch die Entwickelung von Schlund und Magentaschen gerade so unmittelbar aus der Planula hervor, wie die Archhydra durch die Entwickelung der ganz anderen Charaktere der Hydropolypen. Die Herbeiziehung der Möglichkeit, dass diese wesentliche Verschiedenheit nur die Folge einer täuschenden cänogenetischen Abänderung der Entwickelung sei, wäre nur dann statthaft, wenn dies durch andere Thatsachen nothwendig schiene; eine solche Nöthigung kann ich aber nirgends entdecken. Folgerichtig müssen die Archhydra mit allen sich anschließenden **Hydrozoa** und andererseits die Scyphula mit ihrer Nachkommenschaft, die ich die **Scyphozoa** genannt habe, neben und unabhängig von einander aus der ihnen gemeinsamen planula-ähnlichen Stammform hervorgegangen sein. Die beiden Hauptzweige der Nesselthiere divergiren also schon von der Planula aus und nicht erst von der Archhydra.

---

[1] Die Mundbildung kommt hier nicht in Betracht, weil in Abwesenheit eines Schlundes Mund und Prostoma, sei es ein offenes oder geschlossenes, identisch sind.

Ich komme jetzt zu dem zweiten hier zu erörternden Punkt, nämlich zu dem von mir vorgeschlagenen Anschluss der Ctenophoren an die Scyphozoen, der, wie sich gleich zeigen wird, in innigster Beziehung zu dem eben festgestellten Ergebnis steht. Die Gründe, warum die Ctenophoren von den übrigen Cnidariern bis zur Planulaform rückwärts ganz zu trennen seien, hat HEIDER a. a. O. ausführlich erörtert. Er geht natürlich davon aus, dass alle Cnidarier außer den Ctenophoren von der Archhydra abstammen und unterscheidet unter ihnen nur die festsitzenden Polypen und die freischwimmenden Medusen. Die letzteren, also die einzigen freibeweglichen Cnidarier, ließen sich auf die erstgenannten Polypen zurückführen und entbehrten in Folge dessen ein Wimperkleid als Lokomotionsapparat, wozu vielmehr eine besondere Muskulatur diene. Sie zeigten ferner eine geringe Neigung an der exumbralen Seite, insbesondere am aboralen Pol, der den polypoiden Vorfahren zur Anheftung diente, besondere Organe zu entwickeln. Die Ctenophoren wären im Gegensatz dazu mit einem lokomotorischen Wimperapparat und mit wichtigen aboralen Organen ausgerüstet und bewiesen dadurch eine andere Abstammung als die Medusen, d. h. könnten nicht von festsitzenden Polypen, in letzter Linie von der Archhydra abgeleitet und müssten folglich als ein selbständiger Stamm neben den Cnidariern hingestellt werden.

Alle diese von HEIDER angeführten Gründe gegen einen polypoiden Ursprung der Ctenophoren kann ich um so weniger bestreiten, als ich selbst die letzteren niemals von festsitzenden Polypen, am wenigsten von Hydropolypen (Archhydra), die ich ja grundsätzlich von den Scyphozoen trenne, abzuleiten versuchte, und im Gegentheil als ihre nächste Stammform die Scyphula bezeichnet habe, die ja gerade die bei jenen Polypen vermissten Merkmale, die freie Bewegung durch Wimpern und daher den zu jeder Organbildung geeigneten freien aboralen Pol besitzt. Der Widerspruch in unseren Schlussfolgerungen rührt also ausschließlich daher, dass HEIDER die Scyphula für eine cänogenetisch abgeänderte Archhydra hält, was ich aber für unbegründet erklärte. Thatsächlich ist sie nach ihrem inneren Bau eine Scyphozoenform, die weder ein Polyp noch eine Meduse genannt werden kann. Ihr ausschließlich in Wimpern bestehender Bewegungsapparat steht in direktem Widerspruch mit den muskulösen Bewegungsapparaten eines Polyps und einer Meduse; sie unterscheided sich von ihnen ferner durch den Mangel der Tentakel, von der Meduse insbesondere durch den Mangel einer

Subumbrella, — beides entsteht erst im polypoiden und medusoiden Scyphostoma.

Diese indifferente Stellung der Scyphula gestattet also auch nach Heider's Forderungen für die Stammform der Ctenophoren den Vergleich dieser beiden Formen. Ihre wesentliche Übereinstimmung finde ich 1) in der freien Bewegung durch einen Wimperapparat, 2) in dem Besitz eines ektodermalen Schlundes und der ihn umgebenden Magendivertikel (Taschen oder Kanäle). Allerdings findet sich in dem letztgenannten Punkt auch ein Unterschied: die vier Magentaschen der Scyphula und eines Ctenophorenembryo (vgl. Chun 17 p. 114) sind nicht vollständig homolog. Die Einstülpung des Schlundes trennt freilich in beiden Fällen das Entoderm oder den Urdarm in zwei Hälften, die zwei ersten einander gegenüberliegenden Magentaschen (vgl. Textfigur 1). Darauf entwickelt die Scyphula das zweite Taschenpaar in den Zwischenräumen des ersten, in der Richtungsebene; im Ctenophoren-Embryo werden statt dessen die beiden schon vorhandenen Entodermhälften rechtwinklig zur Richtungsebene (Magenebene) getheilt, genau so wie es bei Cereanthus geschieht, wogegen die Bildung der Richtungstaschen unterbleibt (vgl. Textfigur 2). Dieser Unterschied kann aber nur als ein verhältnismäßig untergeordneter gelten, weil er sich erst sekundär, nach der Entwickelung des Schlundes und der ersten primären Magentaschen einstellt, und der Ctenophorenembryo daher immerhin als das Abbild eines früheren Entwickelungszustandes der Scyphula oder eines solchen Abkömmlings derselben wie die erwähnte Cereanthuslarve aufgefasst werden kann[1]. Ja, ich sehe selbst gar keine Schwierigkeit darin, von der 4zähligen Scyphula ihre thatsächlich vorausgehende 2zählige Vorstufe zu trennen, von der aus die ältesten und einfachsten Ctenophoren direkt, die Scyphopolypen und Scyphomedusen erst nach der Herstellung der 4zähligen Stufe abzuleiten wären. Unter allen Umständen bliebe die Scyphula die gemeinsame Stammform dieser drei Cnidarierzweige,

[1] Der merkwürdigen Gastrodes fehlen die Taschen der Richtungsebene ebenfalls, und daraufhin könnte sie mit größerem Recht als in Folge der räthselhaften Ektodermeinwüchse (s. o. p. 350) für eine Ctenophorenlarve erklärt werden. Auf der anderen Seite ist aber auch die Möglichkeit zu betonen, dass unter den Scyphopolypen Formen wie die 4zählige Cereanthuslarve fixirt und u. A. zum Ausgangspunkt für Gastrodes wurden. Das Hauptinteresse bietet also die letztere dadurch, dass auf gewissen mehr indifferenten Entwickelungsstufen eine grundsätzliche Unterscheidung von Scyphopolypen und Ctenophoren unmöglich ist.

die, wie ich zeigte, sämmtlich von den Hydrozoa zu trennen sind und daher als Scyphozoa zusammengefasst werden können.

7. Geschichte und Systematik.

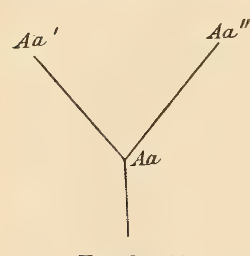
Bei der Untersuchung über den genetischen Zusammenhang der Cnidarier und insbesondere der Scyphozoa habe ich gewisse Gruppen enger zusammengefasst, andere strenger gesondert als es bisher üblich war; dadurch soll aber keineswegs ohne Weiteres eine Entscheidung über die systematische Anordnung dieser Thiere getroffen sein. Ich betone dies besonders desshalb, weil, wie mir scheint, häufig die Bedeutung der Genealogie der Thiere für die Systematik übertrieben wird.

Früher klassificirte man rein deskriptiv, woraus sich das sogenannte künstliche System ergab, das auch die einzige Übersicht über das gesammte Thierreich darbot. Nachdem aber die Vorstellung von einer wirklichen Geschichte der Thiere Platz gegriffen hat, erwachte auch das Verlangen nach einem prägnanten Ausdruck dieser Geschichte in einem genetischen oder genealogischen System. Dazu dienten und werden auch fernerhin dienen die zahlreichen Stammbäume der einzelnen Gruppen, die sich zuletzt ganz naturgemäß zu einem einzigen Stammbaum des gesammten Thierreichs zusammenfügen müssen. Zweifellos ist ein solcher allgemeine Stammbaum ein durchaus natürliches System; wenn aber nun verlangt wird, dass dieses natürliche System an Stelle des vorhin genannten künstlichen Systems treten, oder diesem die Klassifikation vorschreiben solle, oder endlich beide irgendwie verschmelzen sollen, so wird eben Wesen und Zweck beider Systeme vollkommen verkannt.

Der Zweck des künstlichen Systems, das in der Regel als System schlechtweg bezeichnet wird, ist eine geordnete Übersicht aller uns bekannten Thiere, worin vermittels passender Diagnosen jede Einzelform identificirt werden kann. Dazu dient die Klassifikation nach Neben- und Unterordnung, so zwar, dass jede Kategorie sich als die Summe aller ihr untergeordneten Kategorien und jede Einzelform sich als eine letzte Kategorie (Art, Varietät) darstellt. — Das genealogische System oder der Stammbaum als Schema der wirklichen Geschichte muss grundsätzlich alle Formen umfassen, die je existirten und in ununterbrochenem Fluss in einander übergingen, mögen sie uns nun bekannt oder bloß hypothetisch angenommen sein. Da der Stammbaum nur den Zweck verfolgt, die Zeitfolge

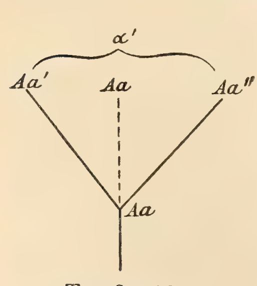
der stammesgeschichtlichen Metamorphose zu veranschaulichen, so fehlen ihm die Diagnosen, deren Kenntnis er vielmehr voraussetzt. Seine genetischen Kategorien, die jeweilige Stammform und die von ihr ausgehenden Zweigformen stehen auch in einem ganz anderen Verhältnis zu einander als die deskriptiven Kategorien; jede höhere Kategorie (Stammform) ist nicht die Summe aller ihrer Zweigformen, sondern selbst eine Einzelform, eine systematische Art gleich jenen, ihnen aber zeitlich nothwendigerweise vorgesetzt und nur dadurch als höhere Kategorie von ihnen geschieden.

Auf Grund dieser Definition beider Systeme lässt sich verstehen, dass der Stammbaum das deskriptive System nicht ersetzen kann; dazu fehlen ihm nicht nur die zur Artbestimmung nothwendigen Diagnosen, sondern vor Allem die Klassifikation. Der Versuch aber, ihm beides einzufügen, muss an dem grundsätzlichen Unterschied beider Systeme scheitern, wie die folgenden Beispiele erläutern werden. In dem Stammbaum Textfig. 22 ist *Aa* als Stammform die Oberkategorie zu den Zweigformen *Aa'*, *Aa''*; klassifikatorisch müsste, wenn *Aa'*, *Aa''* zwei Arten darstellen, die Oberkategorie *Aa* deren Gattung bezeichnen, *Aa* ist aber weder die Summe von *Aa'* und *Aa''*, noch überhaupt von einem anderen deskriptiv systematischen Werth wie diese Arten, sondern ebenfalls bloß eine Art.



Textfig. 22.

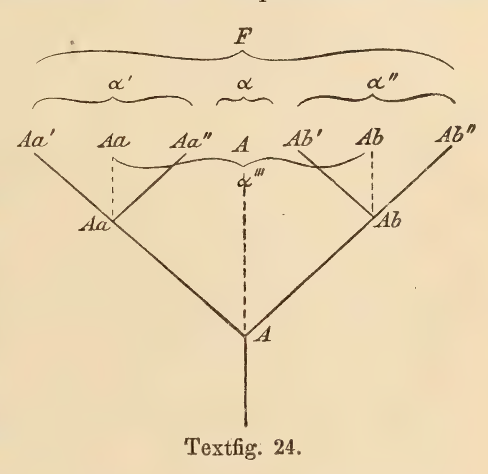
Denkt man sich ferner *Aa* neben den daraus entsprungenen *Aa'* und *Aa''* fortexistirend, so bilden sie insgesammt drei Arten mit der Grundform *A* und dem variabeln Element *a*, d. h. drei Arten derselben Gattung. Die zwei Kategorien des Stammbaums, Stammform und Zweigformen, vereinigen sich also zu den koordinirten Elementen der deskriptiven Kategorie »Gattung«; dann hat auch die Form der Verzweigung im Stammbaum überhaupt keinen Werth für die Klassifikation, sondern müsste durch den graphischen Ausdruck der Koordinirung und Verbindung ersetzt werden, etwa durch das Einrücken von *Aa* zwischen *Aa'* und *Aa''* und eine sie verbindende Klammer (Textfig. 23).



Textfig. 23.

Diese Konsequenz des Versuchs, den Stammbaum klassifikatorisch zu verwerthen, tritt noch prägnanter hervor, wenn man sich

zu der Gattung α' (Aa, Aa', Aa'') eine ähnliche zweite Gattung α'' (Ab, Ab', Ab'') und ihre Verbindung durch eine gemeinsame Stammform A hinzudenkt (Textfig. 24). Denn nun schiebt sich, nach Analogie des ersten Beispiels, die gleichfalls einfache Art A als dritte Gattung α zwischen die zwei ersten Gattungen α' und α'' ein, um mit ihnen eine Familie (F) zu bilden u. s. f. Es wäre aber eine arge Täuschung zu glauben, dass durch solche Schemata die gewünschte Vereinigung von Stammbaum und Klassifikation oder die Verwandlung des künstlichen Systems in ein natürliches, genetisches erreicht wäre. Der Stammbaum ist in unserem Beispiel vollständig und erreicht seinen Zweck, den genetischen Zusammenhang der als bekannt vorausgesetzten hypothetischen oder empirischen Formen übersichtlich darzustellen. Die durch die Klammern angedeutete Klassifikation ist aber weder richtig noch überhaupt brauchbar. Aa und Ab sind nicht nur Glieder ihrer zwei Gattungen, sondern nach unserem ersten Beispiel mit A zu koordiniren, das schon wegen seines Einrückens zwischen α' und α'' als eine diesen gleichwerthige Gattung α erscheint. Folgerichtig müssen die drei Arten A, Aa, Ab, die unter sich eben so nahe verwandt sind, wie die Arten der Gattungen α' und α'', eine neue Gattung α''' bilden. Dann gehören sie aber nothwendig zu verschiedenen Kategorien, die zuerst völlig getrennt erschienen: A als Gattung α innerhalb der ganzen Familie ist zugleich eine Art innerhalb der Gattung α''', Aa gehört als Art zu den beiden Gattungen α' und α''', Ab eben so zu den Gattungen α'' und α'''.



Textfig. 24.

Oder mit anderen Worten: jede Gattung ist mit den anderen Gattungen derselben Familie unmittelbar verknüpft, geht in sie über. Dies wiederholt sich natürlich im weiteren Ausbau unseres Stammbaums, so dass auch alle Familien, Ordnungen, Klassen etc. an gewissen Punkten, nämlich da, wo die Stammformen in die Reihe der letzten Zweigformen eintreten, nur durch Artunterschiede von einander getrennt werden, also nach systematischen Grundsätzen zu einer einzigen Kategorie zu vereinigen sind, in der schließlich an-

dere als Artgrenzen zu bestimmen nicht möglich ist. Damit ist aber die versuchte Klassifikation ad absurdam geführt[1]. Die scheinbar so leichte Verwandlung des künstlichen Systems in ein natürliches auf der Grundlage eines Stammbaums beruht eben in der That auf einer Täuschung.

Sobald man aber hier den Einspruch erhebt, dass dieser Misserfolg nur daher rühre, dass in dem gewählten Beispiel alle Stammformen in die Reihe der zu klassificirenden Arten hineingerückt seien, wohin sie nach ihrer Mehrzahl, nämlich so weit sie bloß hypothetische Formen sind, gar nicht gehören, so wird dadurch eben auf den springenden Punkt des Konflikts hingewiesen. Als Abbild des stammesgeschichtlichen Zusammenhangs muss der Stammbaum alle Divergenzpunkte der Zweigformen, auf die sich die Untersuchung gerade richtet, angeben, also alle bezüglichen Stammformen enthalten, mögen sie nun hypothetische oder empirische sein; eine Klassifikation ist aber, wie wir sahen, nur dann möglich, wenn die unmittelbaren genetischen Verbindungen benachbarter Kategorien, also mindestens die Mehrzahl der Stammformen fortfallen, d. h. wenn gerade die Grundlage des Stammbaums aufgegeben wird. In diesem Sinne sind und bleiben Genealogie und Klassifikation Gegensätze, die sich im Allgemeinen ausschließen; und dieser Gegensatz steigert sich natürlich, je weiter Geschichte und Genealogie der Thiere ausgearbeitet und vervollkommnet werden.

Trotzdem hebt die historische Untersuchung und Darstellung des Thierreichs die Möglichkeit der künstlichen Klassifikation nicht auf. Denn die genealogisch zu postulirenden kontinuirlichen Reihen der Thierformen sind in der Empirie durch mehr oder weniger große Lücken unterbrochen, da im Laufe der Stammesentwickelung in erster Linie gerade die für die Klassifikation hinderlichen älteren Stamm-

[1] Man darf damit natürlich nicht die häufig benutzten ähnlichen Schemata verwechseln, die den allgemeinen genetischen Zusammenhang bloß der größeren Gruppen veranschaulichen sollen, und daher nur Stammbäume der letzteren mit Beifügung ihrer systematischen Namen sind, aber keineswegs eine wirkliche »genetische Klassifikation« darstellen. Denn das deskriptive System erreicht seinen Zweck der Identificirung der Arten natürlich erst nach seiner Vollendung bis zu den letzteren, und ist überhaupt ohne die Kenntnis der Arten nicht denkbar, da sie als die einzigen natürlichen, konkreten Kategorien das Material liefern, aus welchem allein alle übrigen künstlichen Kategorien abstrahirt werden. Jede auf irgend welche Oberkategorien beschränkte Übersicht kann verschiedenen Zwecken erfolgreich dienen, ist aber nicht das gekennzeichnete deskriptive System, dessen Verhältnis zum Stammbaum hier zur Diskussion steht.

formen ausgemerzt wurden; und diese allerdings nur in unserem Wissen bestehenden Lücken bilden die nothwendigen systematischen Grenzen zwischen den benachbarten Kategorien, um so bestimmter, je breiter sie sind. In dem Maße, als sie sich durch neue Funde ausfüllen, nimmt umgekehrt die Sicherheit der Klassifikation ab; und theoretisch könnte man sich vorstellen, dass durch eine vollständige Ausfüllung aller Lücken die Ausübung der Klassifikation, nach der Analogie unseres Beispiels, unmöglich würde. Sie würde aber dann weder bloß ihren Charakter ändern, aus einem künstlichen ein natürliches System werden, noch durch das genealogische System ersetzt werden können; sondern sie würde einfach aufhören — zum größten Nachtheil der historischen Arbeit, die zu ihren nothwendigen Voraussetzungen auch eine möglichst vollkommene Klassifikation zählt. Da jedoch jener hypothetische Zustand auch nur in erheblichem Umfang nie eintreten kann, so wird die Klassifikation im Ganzen bleiben, was sie bisher war. Bezeichnet man also das genealogische System als das natürliche, die deskriptive Klassifikation als das künstliche System, so wird sie oder die Systematik der Thiere stets eine künstliche bleiben.

Eine ganz andere Frage ist die, ob denn die Klassifikation ohne jede Beziehung zur Genealogie bestehen könne? — Ganz gewiss nicht; aber nicht desshalb, weil sie nach ihrem Wesen und Zweck auf die Genealogie angewiesen ist, was eben widerlegt wurde, sondern weil beide Aufstellungen zum großen Theil aus demselben Material abgeleitet werden und daher ihre Kategorien häufig bis zu einem gewissen Grade zusammenfallen. Dieses Material ist die Formverwandtschaft der verschiedenen Arten, woraus die historische Untersuchung deren Zusammenhang in Divergenz und Aufeinanderfolge, die Klassifikation die Neben- und Unterordnung feststellt. Wie weit dabei die Parallele zwischen den beiderlei Kategorien gehen kann, haben wir an den besprochenen Beispielen gesehen. Die historische Untersuchung wird ferner oft in der Lage sein, auf Grund ihrer besonderen genealogischen Aufschlüsse der Systematik zu Hilfe zu kommen, sie zu dirigiren, so dass beide Untersuchungen vielfach Hand in Hand gehen. Diese Umstände haben sicher dazu beigetragen, dass die Begriffe der Geschichte und der Systematik der Thiere nicht immer in wünschenswerthem Maß aus einander gehalten wurden, und die Verwandlung unserer Klassifikation, unseres künstlichen Systems in ein genetisches ins Auge gefasst wurde. In der That bleiben aber trotz aller oft sehr innigen Beziehungen zu

einander beide Disciplinen durchaus selbständig; und dies wird vollends evident, wenn man sich klar macht, wie weit unter Umständen ihre Aufstellungen aus einander gehen können und müssen.

Diese gelegentlichen Divergenzen beider Disciplinen sind die ganz natürlichen Folgen ihres verschiedenen Vorgehens. Die Genealogie als abgekürzter Ausdruck der Stammesentwickelung kennt keine trennenden Grenzen, sondern in den ununterbrochenen Formenreihen nur das eine Verhältnis von Stammform und Zweigformen, das je nach den ins Auge gefassten Formen seinen Platz wechselt [1]. Die Klassifikation bedarf dagegen sicherer und fixer Grenzen ihrer zahlreichen Kategorien und findet sie in den bezeichneten empirischen Unterbrechungen der ursprünglich kontinuirlichen Formenreihen; aus der wechselnden Weite dieser Lücken leitet sie ferner nach subjektivem Werthmaß die zahlreichen verschiedenen Grade der Formverwandtschaft ab, aus denen sich das System aufbaut. Daher muss der Systematiker je nach Umständen eine Stammform mit ihren Zweigformen koordiniren oder sie vollständig trennen, um dann wieder Zweigformen verschiedener Abstammung und von ihren Ursprüngen gelöst mit einander zu verbinden, so dass dadurch das Bild des Stammbaums ganz verdeckt wird; dies Alles auf Grund der von ihm festgestellten systematischen Verwandtschaftsgrade und zum besonderen Zweck der Klassifikation, der im System nicht zu Gunsten der Genealogie geschädigt werden kann.

Natürlich ist ein solches Verfahren nicht der reinen Willkür preisgegeben, sondern davon abhängig, dass der Systematiker das Gewicht der theils genealogisch, theils klassifikatorisch bedeutsamen Formverwandtschaft nach beiden Seiten mit richtigem Takt abschätzt. Die Inkongruenzen zwischen Genealogie und Systematik sind aber überhaupt gar nicht zu vermeiden und bestätigen die oben erörterte Thatsache, dass beide Disciplinen grundsätzlich verschieden sind, und dass ihr beständiges Ineinandergreifen niemals auf eine Identificirung beider hinauslaufen kann.

Diese Auffassung von der Selbständigkeit der Systematik gegenüber den Hinweisen auf einen abweichenden genealogischen Zusammenhang ist übrigens keineswegs neu; selbst in unserem besonderen, die Cnidaria betreffenden Fall finde ich bei einem nächstbetheiligten Forscher, bei Chun, Bemerkungen, die mit den letzten Ergebnissen meiner Untersuchung in der Hauptsache übereinstimmen. Chun

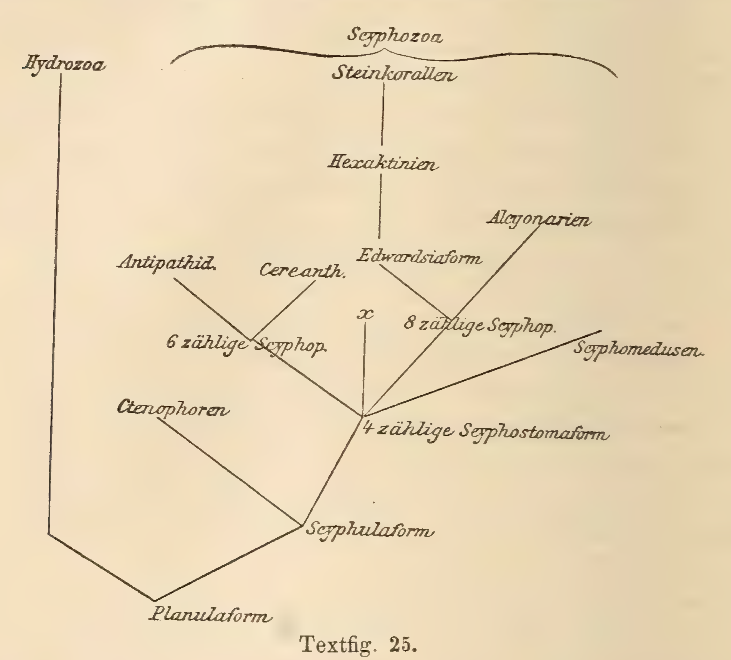
[1] Jede Stammform ist selbst eine Zweigform früherer Stammformen, und jede Zweigform umgekehrt die Stammform späterer Zweigformen.

erklärt nämlich, dass obgleich sich entwickelungsgeschichtliche Anknüpfungspunkte zwischen den Ctenophoren einerseits und den Scyphopolypen und -medusen andererseits gewinnen ließen, er im Hinblick auf die Divergenz dieser Gruppen in ihrer weiteren Entwickelung davon Abstand nehme, sie in einer Kategorie zu vereinigen (18, p. 172). Grundsätzlich ist ein solcher Standpunkt ganz korrekt; nur ist es nicht überflüssig hinzuzufügen, dass dieses Recht der Systematik nicht so gehandhabt werden darf, als wenn die mehr oder weniger selbständige und künstliche Klassifikation die namentlich auf entwickelungsgeschichtlicher Grundlage gewonnenen genealogischen Ergebnisse, besonders unter Berufung auf die sogenannte Cänogenie, desavouiren könnte. Denn indem jene Selbständigkeit der Systematik gerade darauf beruht, dass sie auf Grund der für sie unentbehrlichen empirischen Unterbrechungen des genealogischen Zusammenhangs diesen bis zu einem gewissen Grade vernachlässigen darf, kann sie am wenigsten den Anspruch erheben, in die genealogische Forschung bestimmend einzugreifen.

Dennoch dürften solche Missverständnisse eben so wie die entgegengesetzten, dass die deskriptive künstliche Klassifikation in das natürliche genealogische System überzugehen habe, schon vorgekommen sein und noch vorkommen. Ich wiederhole daher, dass Geschichte und Systematik der Thiere nur als selbständige Disciplinen bestehen können, wenn auch vielleicht gerade in Folge dieser Selbständigkeit Irrthümer hüben und drüben unvermeidlich sind.

Um nun das, was eben erläutert wurde, auf die Cnidarier anzuwenden, muss zunächst ihr Stammbaum ausgeführt werden, der aber Angesichts der bescheidenen Zahl der entwickelungsgeschichtlich untersuchten Formen sich nur auf gewisse Grundzüge beschränken muss (Textfig. 25). — Von der planula-ähnlichen gemeinsamen Stammform aller Cnidarier gingen zuerst die beiden Zweigformen der Archhydra und der Scyphula aus, jene der Ausgangspunkt aller Hydrozoen, diese der Scyphozoen. Von der Scyphula divergiren wieder zwei Zweige, von denen der eine zu den Ctenophoren, der andere zu den 4zähligen scyphostoma-ähnlichen Polypen hinführt, der Stammform aller Scyphopolypen und Scyphomedusen. Es sind folglich die Ctenophoren, Scyphopolypen und Scyphomedusen nicht koordinirte Ausläufer der Scyphula, sondern die Ctenophoren der Gesammtheit der übrigen Scyphozoen entgegengesetzt. Dies könnte ganz wohl auch systematisch zum Ausdruck kommen, nur nicht in

der Koordinirung: Hydrozoa-Scyphozoa-Ctenophorae, oder gar in dem vollständigen Ausschluss der letzteren und dem Stamm der Cnidarier: Cnidaria-Ctenophorae. Denn der ektodermale Schlund und die ihn umgebenden primären Magentaschen bilden einen so prägnanten Charakter der von mir so genannten Scyphozoa, der den Hydrozoa völlig fehlt, dass er eine entsprechende systematische Eintheilung: Hydrozoa-Scyphozoa und andererseits die Einordnung der Ctenophoren in die letztere Gruppe nothwendig macht.



Textfig. 25.

Unter dieser Voraussetzung lässt sich auch der allseitig anerkannten Forderung, den Ctenophoren eine Sonderstellung zuzuerkennen, in genügendem Maße nachkommen, wenn man ihnen gegenüber die Scyphopolypen und Scyphomedusen unter einem neuen Namen zusammenfasste. Dann fragt es sich aber noch, ob dieses an sich korrekte Vorgehen für die Klassifikation zweckmäßig wäre, oder ob nicht unter diesen Umständen die Koordinirung: Scyphopolypen, Scyphomedusen, Ctenophoren- vorzuziehen sei; eine Frage, deren Entscheidung ich dem Takt zuständiger Systematiker überlasse.

Die Hauptmasse der Scyphozoen geht von der 4zähligen scyphostoma-ähnlichen Polypenform aus und zwar in den drei koordinirten Zweigen der Medusen, der 6- und der 8zähligen Polypen.

Trotzdem ist es systematisch ganz selbstverständlich, jene zweierlei Polypen als eine Gruppe den Medusen entgegenzusetzen. — Wichtiger als diese unerhebliche Inkongruenz zwischen Genealogie und System ist der Widerstreit beider Darstellungen im Gebiet der Scyphopolypen. Systematisch werden sie noch immer zunächst in die Alcyonaria und die Zoantharia eingetheilt, jene mit gefiederten, diese mit glatten Tentakeln; die Zoantharia zerfallen ferner in die Antipathiden, Malacodermen (Aktinien) und Sklerodermen (Steinkorallen). Eine entsprechende genealogische Verzweigung ist aber nach den bisher vorliegenden Thatsachen ausgeschlossen. Die 6zählige Stammform, von der die Cereanthiden und Antipathiden ausgingen und die 8zählige Stammform, die den übrigen Aktinien, den Steinkorallen und den Alcyonarien zum Ursprung diente, divergiren durch die Art ihrer Entwickelung (Halbirung der zwei Seitentaschen — Dreitheilung der dorsalen und der ventralen Tasche) schon von der 4zähligen Urform an (Textfig. 10). Die Edwardsien nebst den sich anschließenden Hexaktinien und Steinkorallen erscheinen daher mit den Alcyonarien weit näher verwandt als mit den Cereanthiden und Antipathiden[1]. Endlich ist es nicht unmöglich, dass neben den 6- und 8zähligen noch andere Zweigformen aus der 4zähligen Urform hervorgingen, z. B. solche mit der Grundzahl 4 (im Stammbaum durch x angedeutet), wie vielleicht Tetractis jonica, die dann eben so wie die Cereanthiden von den übrigen Aktinien zu trennen wären.

Wie man sieht, gehen also Genealogie und Klassifikation der Scyphopolypen noch vollständig aus einander; und es ist nicht leicht zu sagen, wie weit eine Annäherung zwischen ihnen, oder was dasselbe ist, eine Anpassung des Systems an die Genealogie möglich und geboten ist. Denn so wenig sich auch die Mängel des gegenwärtigen Systems verkennen lassen, so bleibt es andererseits doch fraglich, ob gerade die Genealogie bessere Anhaltspunkte für die praktische Klassifikation liefern kann.

Jene Mängel beruhen vor Allem in der Aufstellung der Ordnung »Zoantharia« und der Unterordnung der »Malacodermata«. Die Cereanthiden, Antipathiden, Zoantheen, Hexaktinien und Steinkorallen sind zweifellos wohlumgrenzte und systematisch eben so gut definirbare Gruppen wie die Alcyonarien; warum werden sie aber insgesammt als Zoantharien den Alcyonarien entgegengesetzt? Von ihren Unterscheidungsmerkmalen: glatte, nicht gefiederte Tentakel,

[1] Auf die Ähnlichkeit zwischen Edwardsien und Alcyonarien hat schon Hertwig hingewiesen.

Besitz von Binnenfächern mit der Grundzahl 6 — stimmt keins ausnahmslos, am wenigsten die Binnenfächer und ihre Grundzahl; gemeinsam ist ihnen nicht einmal der Mangel der besonderen Kennzeichen der Alcyonarien (acht gefiederte Tentakel, keine seitlichen Binnenfächer), da die Thalassianthinen gefiederte Tentakel, die Edwardsien, Cereanthiden und Zoantheen ebenfalls keine seitlichen Binnenfächer besitzen. Ist aber die Ordnung der Zoantharien hinfällig, so ist es natürlich auch die Unterordnung der Malakodermen, und es müssen daher, wenn man nicht alle aufgezählten Gruppen einfach koordiniren will, passendere Verbindungen zwischen ihnen gesucht werden.

Genealogisch präsentiren sich als zwei natürliche Abtheilungen 1) die nach ihrem Ursprung 6zähligen Scyphopolypen, die man daher füglich Hexacorallia nennen kann[1], nämlich die Cereanthiden und Antipathiden, 2) die in demselben Sinn 8zähligen Alcyonarien, Hexaktinien mit allen ihren Abkömmlingen und die Steinkorallen (Octocorallia); die Stellung der Zoantheen und einiger anderer Formen bleibt zunächst noch zweifelhaft. Um diese zwei Gruppen in systematische Ordnungen zu verwandeln, müssten aber allerdings embryologische Merkmale für sie verwendet werden: die 6zählige und die 8zählige Grundform, jene mit zwei lateralen, diese mit vier dorsoventralen Theilungssepten zwischen vier primären Septen (Textfig. 10). Die beiden Unterordnungen der Hexacorallien, die Cereanthiden und die Anthipathiden, sind natürlich leicht zu trennen; unter den Octocorallien ständen zunächst die Alcyonarien mit ihren acht Tentakeln und den ungepaarten seitlichen Septen den mit 16 oder mehr Tentakeln und in der Regel mit seitlichen Binnenfächern versehenen Aktinien und Steinkorallen (Polyactinia) gegenüber, deren gegenseitige Abgrenzung wiederum auf der Hand liegt.

Dieses System wäre jedoch zunächst bloß ein provisorisches; denn die definitive Einreihung der erwähnten zweifelhaften Formen könnte nicht nur neue Merkmale verlangen, sondern vielleicht selbst an dem einen oder anderen Punkt solche nähere Verbindungen verschiedener Gruppen aufdecken, dass dadurch eine brauchbare Klassifikation

[1] Der Name Hexacorallia kann nur so lange unzuträglich erscheinen, als man an dem Namen der Hexaktinien festhält, der aber gegenwärtig am besten ganz aufgegeben wird. Die Grundzahl 6 der Binnenfächer, auf die er sich bezieht, ist ein selbst in der einzelnen Art sehr variabler Charakter, also am wenigsten zum Merkmal einer Familie geeignet, besonders da durch dasselbe die nächsten Verwandten in unnatürlicher Weise in verschiedene Familien getrennt werden.

unmöglich würde, so wie es in dem Beispiel auf p. 367 gezeigt wurde. Auch braucht man sich nur vorzustellen, dass die von PARKER beschriebene Variabilität von Metridium marginatum auch bei anderen Scyphopolypen nachgewiesen würde, um zu verstehen, wie schwankend die Systematik dieser Klasse werden kann. Unter solchen Umständen bleibt freilich das einzige bestimmte Ziel einer ordnenden Untersuchung die Genealogie, die ja bei jeder solchen Variabilität wie die genannte ohne Weiteres an die Stelle der Klassifikation tritt, indem die Varianten einer Species nicht mehr als Repräsentanten verschiedener systematischer Kategorien, sondern nur noch als zwar unbeständige Zweigformen einer Stammform gelten können.

Straßburg, im August 1897.

Litteraturverzeichnis.

1. AL. AGASSIZ, On Arachnactis brachiolata, a Species of Floating Actinia. Boston Journal of Nat. Hist. VII. 1863.
2. ANDRES, Le Attinie. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. IX. 1884.
3. ED. VAN BENEDEN, Une Larve voisine de la Larve de SEMPER. Arch. Biol. X. 1890.
4. —— Recherches sur le développement des Arachnactis. Arch. Biol. XI. 1891.
5. BLOCHMANN u. HILGER, Über Gonactinia prolifera Sars, eine durch Quertheilung sich vermehrende Aktinie. Morphol. Jahrb. XIII. 1888.
6. BOVERI, Über Entwicklung und Verwandtschaftsbeziehungen der Aktinien. Diese Zeitschr. Bd. XLIX. 1890.
7. —— Das Genus Gyractis. Zool. Jahrb. Abth. Syst. VII. 1894.
8. BROOK, Preliminary remarks on the homologies of the mesenteries in Antipatharia and other Anthozoa. Proc. R. Soc. Edinburgh. XV. 1889.
9. BUSCH, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seethiere. 1851.
10. CARLGREN, Protanthea simplex n. g. n. sp., eine eigenthümliche Aktinie. Öfvers. K. Vetensk. Akad. Förh. 1891. Stockholm.
11. —— Über das Vorkommen von Bruträumen bei Aktinien. Ebenda. 1893.
12. —— Zur Kenntnis der Septenmuskulatur bei Ceriantheen und der Schlundrinne bei Anthozoen. Ebenda.
13. CARLGREN, Studien über nordische Aktinien. K. Svenska Akad. Handlingar. XXV. 1893—1894.
14. —— Beobachtungen über die Mesenterienstellung der Zoantharien etc. Festschrift für LILLJEBORG. Upsala 1896.
15. CERFONTAINE, Notes préliminaires sur l'organisation et le développement de différentes formes d'Anthozoaires. I. Bull. Acad. R. Belg. LXI. 1891. T. XXI.
16. —— Dasselbe. II. Ebenda T. XXII.
17. CHUN, Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. I. 1880.

18. Chun, Cölenteraten. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. II, 2. 1889—1894.
19. Erdmann, Über einige neue Zoantheen. Jen. Zeitschr. Naturw. XIX. 1886.
20. Faurot, Études sur l'anatomie, l'histologie et le développement des Actinies. Arch. Zool. expérim. 1895.
21. Goette, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.
22. —— Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Würmer. I. Beschreibender Theil. p. 49. 1882. II. Vergleichender Theil. 1884.
23. —— Entwickelungsgeschichte der Aurelia aurita und Cotylorhiza tuberculata. 1887.
24. —— Vergleichende Entwickelungsgeschichte von Pelagia noctiluca. Diese Zeitschr. LV. 1893.
25. Haake, Zur Blastologie der Korallen. Jen. Zeitschr. XIII. 1879.
26. Haddon, Revision of the British Actiniae. Trans. R. Dublin Soc. IV. 1889.
27. —— u. Shackleton, A Revision of the British Actiniae. Part. 2. Ebenda. IV. 1891.
28. Haime, Mémoire sur le Cérianthe. Ann. sc. nat. Zoologie. 1854.
29. Hatschek, Lehrbuch der Zoologie. I—III. 1888—1891.
30. Heider, Über Gastrodes, eine parasitische Ctenophore. Sitzungber. Gesell. naturf. Freunde. Berlin 1893.
31. v. Heider, Cerianthus membranaceus Haime. Sitzungsber. k. Akad. Wien. 1879.
32. O. u. R. Hertwig, Die Aktinien. 1879.
33. R. Hertwig, Die Aktinien der Challenger-Expedition. 1882.
34. Jourdan, Recherches zoologiques et histologiques sur les Zoanthaires du Golfe de Marseille. Ann. sc. nat. Zool. X. 1879—1880.
35. v. Koch, Die Antipathiden des Golfes von Neapel. Mitth. Zool. Station Neapel. IX. 1889—1891.
36. —— Entwicklung von Caryophyllia cyathus. Ebenda. XII. 1897.
37. Kölliker, Die Pennatuliden. 1872.
38. Korotneff, Zoologische Paradoxen. Diese Zeitschr. Bd. LI. 1891.
39. Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Thiere. 1890.
40. Kowalewsky, Beobachtungen über die Entwickelung der Cölenteraten. (Russisch.) Nachrichten der K. Gesellsch. der Freunde der Naturkunde. Moskau 1873. Französ. in: Revue des sciences naturelles. IV. 1875.
41. —— et Marion, Documents pour l'histoire embryologique des Alcyonaires. Ann. Mus. d'Hist. nat. Marseille. Zool. I. 1883.
42. Kwietniewsky, Actiniaria von Ternate etc. Zool. Anz. 1896. Nr. 512.
43. Kwietniewsky, Revision der Aktinien etc. Jen. Zeitschr. für Naturwiss. Bd. XXIII. 1896.
44. Lacaze-Duthiers, Développement des Coralliaires. Arch. zool. exper. I. 1872.
45. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. 1894.
46. E. L. Mark, Polyps. Selections from embryological Monographs by A. Agassiz, Faxon and E. L. Mark. III. 1884. Taf. XII. Edwardsia sp.
47. McMurrich, Contributions on the Morphology of the Actinozoa. II. Journal of Morphology. IV. 1891.
48. —— Dasselbe. III. Ebenda. V. 1891.
49. G. Müller, Zur Morphologie der Scheidewände bei einigen Palythoa und Zoanthus. Diss. Marburg 1883.

50. ORTMANN, Über bilaterale Anordnung der Septen von Cylicia tenella Dana etc. Zool. Anz. XII. 1889.
51. PARKER, The Mesenteries and Siphonoglyphs in Metridium marginatum M. Edw. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. XXX. 1897.
52. QUATREFAGES, Mémoire sur les Edwardsies, nouveau genre de la famille des Actinies. Ann. sc. nat. 2. sér. XVIII. 1842.
53. SARS, Über Arachnactis albida, einen schwimmenden Polypen. Fauna littoralis Norvegiae. I. 1846.
54. VANHÖFFEN, Untersuchungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Arachnactis albida Sars. Bibliotheca zoologica von LEUCKART und CHUN. Heft 20. 1895.
55. VOGT, Des genres Arachnactis et Cerianthus. Arch. Biol. VIII. 1888.
56. WILLEM, La digestion chez les Actinies. Bull. Soc. Méd. Gand 1892.
57. H. WILSON, On the development of Manicina areolata. Journ. Morph. 1889.
58. —— On a new Actinia, Hoplophoria coralligens. Stud. Biol. Lab. Johns Hopkins University. IV. 1889.
59. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, herausgegeben von der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere etc. Neue Folge. I, 1. 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

ab, aboraler Pol; *d*, dorsal; *dl*, dorsolaterales Septum (-Falte); *dmg*, dorsale Magentasche; *drs*, dorsales Richtungsseptum (-Falte); *en*, Entoderm; *ek*, Ektoderm; *f*, Filament; *hs*, Hauptseptum (-Falte); *l*, linke Körperseite; *lp*, Mundlippe; *lt*, Mundtentakel; *mf*, Magenfalte, Septum; *mg*, primäre Magentasche; *mt*, Mitteltasche; *nd*, Nahrungsdotter; *o*, Mund; *or*, oraler Pol; *r*, rechte Körperseite; *rf*, Ringfalte; *rs*, Richtungsseptum (-Falte); *s*, Schlund; *sp*, Schlundpforte; *st*, Septaltrichter; *u*, Umschlag des Schlundpfortenepithels; *v*, ventral; *vmg*, ventrale Magentasche; *vrs*, ventrales Richtungsseptum; *x*, meridionale Entodermplatte.

Tafel XVI.

Fig. 1—5. Querdurchschnitte einer jungen Cereanthuslarve *a*. Das Ektoderm dunkel, das Entoderm hell; *1* und *4* die Richtungstaschen, *2*, *3* die Seitentaschen.

Fig. 6. Senkrechter Durchschnitt einer gleichen Larve längs den Theilungssepten *mf*.

Fig. 7. Schlund dicht neben dem vorigen Durchschnitt.

Fig. 8, 9. Querdurchschnitte der ventralen Richtungstasche und ihrer Rinne mit den Anfängen ihrer Halbirung und der Bildung der Tasche 5 in 4 r.

Fig. 10. Ähnlicher Durchschnitt einer etwas älteren Larve.

Fig. 11. Das erste Theilungsseptum im Bereich des dreieckigen Umschlags des Schlundes (s. Fig. 4) senkrecht und rechtwinkelig durchschnitten.

Fig. 12, 13. Querdurchschnitte einer 8zähligen Cereanthuslarve *a*. *s*, dorsale Fortsetzung des Schlundes.

Fig. 14. Querdurchschnitt einer 9zähligen Cereanthuslarve *a*.

Fig. 15, 16. Dasselbe von einer 10zähligen Larve.

Fig. 17. Die von einem Filament durchbohrte Leibeswand einer Cereanthuslarve *a*.

Tafel XVII.

Fig. 18—20. Querdurchschnitte einer 11- bis 12zähligen Cereanthuslarve *a*, in 6r beginnt die Bildung von 7.

Fig. 21—27. Querdurchschnitte durch die Tentakel und den Schlund einer 11zähligen Cereanthuslarve *b*.

Fig. 28. Querdurchschnitt einer 12zähligen Cereanthuslarve *b*. 6r ist schon getheilt, 7 hergestellt.

Fig. 29. Senkrechter Durchschnitt durch einen Embryo (Gastrula) von Cereactis aurantiaca.

Fig. 30. Dasselbe. Ektodermzellen von der Fläche gesehen.

Fig. 31. Dasselbe. Keimschichten im Durchschnitt in der Nähe des oralen Pols. *ek'*, Plattenepithel; *y*, kleine Kerne.

Fig. 32. Dasselbe. Weiteres Stadium.

Fig. 33—38. Senkrechte Durchschnitte durch einen Embryo von Cereactis aurantiaca, der Nahrungsdotter ist fortgelassen.

Tafel XVIII.

Embryonen von Cereactis aurantiaca (in den Durchschnitten ist der Nahrungsdotter fortgelassen).

Fig. 39—43. Durchschnitte parallel zur Richtungsebene.

Fig. 44. Aus der voranstehenden Serie konstruirter Durchschnitt rechtwinkelig zur Richtungsebene.

Fig. 45. Äußere Ansicht des Entoderms mit Taschen und Falten eines 6zähligen Embryo aus einer vollständigen Durchschnittsserie rekonstruirt, vom oralen Pol gesehen; der Schlund fehlt, die Mitteltaschen sind dorsalwärts noch offen, die dorsalen Richtungsfalten erst in der Tiefe angelegt, die ventralen fehlen noch.

Fig. 46—53. Senkrechte Durchschnitte eines älteren Embryo, parallel zur Richtungsebene.

Fig. 54. Senkrechter Durchschnitt eines etwas älteren Embryo.

Fig. 55—61. Querdurchschnitte eines jungen Embryo. Fig. 55—57 im Bereich des Schlundes, Fig. 58 durch die Schlundpforte, Fig. 59—61 unterhalb derselben.

Fig. 62—68. Querdurchschnitte eines ähnlichen Embryo unterhalb des Schlundes. *hs'* eine abnorm gelagerte Hauptfalte.

Tafel XIX.

Fig. 69—71. Querdurchschnitte durch einen 8zähligen Embryo von Cereactis aurantiaca, die ventralen Richtungssepten sind erst in der Nähe des aboralen Pols angelegt und daher in diesen Figuren nicht sichtbar.

Fig. 72, 73. Querdurchschnitte durch eine ältere 8zählige Larve von Cereactis aurantiaca, die dorsalen Richtungsfalten vereinigen sich unterhalb des Schlundes.

Fig. 74, 75. Querdurchschnitte durch eine 8zählige Cereactislarve.

Fig. 76—79. Querdurchschnitte durch eine junge Knospe von Anthelia glauca vor der Schlundbildung; das Ektoderm ist weiß gelassen, *1—4* die vier primären Taschen.

Fig. 80. Tetractis jonica n. g., n. sp., vergrößert.

Fig. 81, 82. Dasselbe. Querdurchschnitte durch den Schlund und unterhalb desselben (vgl. Textfig. 21), *1—3* die ungetheilten Binnenfächer, *4* die getheilte Richtungstasche.

Fig. 83. Querdurchschnitt durch eine junge Knospe von Antipathes glaberrima. *1*, *2* Richtungstaschen mit Tentakelbasen, *3*, *4* Seitentaschen.

Über Zellplatten und Zellplattenrudimente.

Von

R. Wolfgang Hoffmann.

Mit Tafel XX und XXI und 7 Figuren im Text.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Einleitung.

Die im Nachfolgenden niedergelegten Studien wurden von mir zunächst in der Absicht aufgenommen, bei solchen thierischen Zellen, welche eine besonders gut ausgebildete Membran aufweisen, deren Beziehung zu der Zellplatte festzustellen und zu untersuchen, ob bei derartigen Zellen dieses Gebilde regelmäßig und in besser entwickelter Weise als bei anderen Zellen vorhanden sei. Für eine solche Untersuchung erschienen besonders die Hydroiden mit ihren vielfach recht starken Zellmembranen als geeignete Objekte, und ich begann daher meine Beobachtungen mit ihnen; doch stellte sich bald heraus, dass hier keineswegs außergewöhnliche Verhältnisse vorlagen, indem die Membranen, wie wir bald sehen werden, durch Erhärtung eines protoplasmatischen Saumes zu Stande kamen. Da außerdem in der Litteratur Fälle bekannt sind, in welchen die Zellplatte wie bei den pflanzlichen Zellen die direkte Anlage der Membran darstellt, erschien es mir weniger wichtig, die oben angedeutete Frage zu verfolgen, und ich bemühte mich vielmehr an verschiedenen günstigen Objekten (Embryonen vom Limax, Lachs und Forelle) ihre Beschaffenheit genauer zu studiren, ihre weitere Umwandlung zu verfolgen und vor Allem festzustellen, auf welchen Theil der Zellplatte der Flemming'sche Körper zurückzuführen ist, sowie, ob er bei dem Modus der Zelltheilung irgend welche aktive Rolle spielt.

Bei meinen Litteraturstudien fand ich, dass eigentlich nur wenige, speciell auf diesen Gegenstand gerichtete Arbeiten vorhanden

sind und dass diese überdies meist verschiedene Seiten desselben behandelten. Alle übrigen Angaben beruhen auf kurzen beiläufigen Notizen, welche in Arbeiten über recht verschiedene Gegenstände enthalten sind. Obgleich ich mich bestrebte, jede, auch die geringste Bemerkung aufzufinden, welche die von mir behandelte Frage berührt, so zweifle ich nicht, dass mir diese und jene Angaben betr. Zellplatten oder Zellplattenrudimente entgangen sind, da sich dieselben, wie gesagt, nur äußerst zerstreut in der fachwissenschaftlichen Litteratur vorfinden.

Wo ich im historischen Theile meiner Arbeit eine solche Angabe nicht erwähnte, um diesen Theil nicht durch unwesentliche Dinge zu sehr in die Länge zu ziehen, habe ich wenigstens das Werk im Litteraturverzeichnis angeführt.

Trotz den vielen Einzelbetrachtungen fand ich, außer in den CARNOY'schen Arbeiten, keineswegs die Bedeutung der Zellplatte und deren größere Rudimente im gegebenen Falle für die Theilung der Zelle genügend gewürdigt; sodann scheint man vielfach den FLEMMING'schen Körper, trotzdem man ihn als Zellplattenrudiment anspricht, als etwas Besonderes, wenigstens als ein Gebilde anzusehen, das in gewisser Weise in konstanter Form auftritt. Die Frage nach der Art seiner Entstehung, seiner Morphologie, sowie, welchem Theil der ausgebildeten Zellplatte er entspricht, war bis jetzt überdies sehr verschieden und nur sehr unvollkommen beantwortet worden. Ich hoffe in den folgenden Blättern einen Beitrag zur Klärung dieses Gegenstandes gegeben zu haben; wenngleich mir mancher Punkt dunkel geblieben ist und ich auch bezüglich der Erklärungsversuche eine gewisse Nachsicht erbitten möchte.

An dieser Stelle möchte ich es nicht unterlassen, meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. KORSCHELT, meinen herzlichsten, aufrichtigsten Dank auszusprechen für die Liebenswürdigkeit, mit der er überall, wo er konnte, meine Arbeit förderte, mir jederzeit seinen guten Rath angedeihen ließ und mir bereitwillig verschiedenes selbst konservirtes Material opferte.

Methoden.

Zur Konservirung der Hydroiden, sowie der Knochenfisch- und Limaxembryonen wurden verschiedene Methoden angewandt. Am günstigsten erwies sich für meine Zwecke die FLEMMING'sche und HERMANN'sche Lösung, so dass ich meine Untersuchungen auch nur an solchen Objekten vornahm, die in diesen Gemischen fixirt wor-

den waren. Von Hydroiden konservirte ich Obelia gelatinosa, Aglaophenia pluma, Plumularia pinnata, Eudendrium ramosum, Campanularia volubilis, Sertularia und Podocoryne carnea. Außerdem suchte ich von Wirbellosen noch für meine Zwecke zu verwerthen: Die Tentakeln von Aequoria forskalea, junge Appendicularien, sowie Embryonen von Phallusia mammillata und Distaplia. Von allen diesen zahlreichen Formen war allein Obelia für meine Zwecke einigermaßen geeignet.

Die Polypen letzterer saßen in großer Zahl auf einer Braunalge (Fucus vesiculosus), von wo ich sie stets entnahm. Unmittelbar nachdem sie aus dem Boot ans Land geschafft worden waren, begann ich mit der Konservirung. Ich schnitt Ästchen der Polypen von 1—2 cm Größe von den Algen ab und brachte dieselben hierauf möglichst schnell in die Hermann'sche und Flemming'sche Lösung. Hierin blieben sie drei Stunden; dann wurden sie etwa für sechs Stunden in Meerwasser ausgewaschen, kamen hierauf für einige Zeit in Aq. dest. und wurden endlich langsam bis zu Alkohol von 95 % gebracht.

Da ich guten Erfolg mit den beiden erwähnten Konservirungen hatte, so wandte ich dieselben später auch für meine anderen Objekte, Limax, Lachs und Forelle an. Bei Lachs und Forelle hatte ich mit großen Schwierigkeiten zu kämpfen. Die jüngsten Stadien, die für meine Zwecke wohl am günstigsten gewesen wären, weil hier die Zellen erst wenige Theilungen durchgemacht haben und desshalb sehr groß sind, konnte ich nicht in gutem Erhaltungszustande bekommen, da sich die Eihüllen Anfangs sehr schwer abpräpariren ließen, ohne dass man den Embryo zerstörte und diese Operation unbedingt von Nöthen ist, wenn die Flemming'sche und Hermann'sche Lösung genügend eindringen und das Gewebe gut fixiren soll. Erst später, kurz vor der Anlage der Augenflecke, gelang es mir, die Embryonen lebend aus den Eihüllen zu präpariren. Ich warf sie sofort, nachdem dies geschehen war, in die bereit gehaltene Lösung, wo sie jedoch erst nach einigen Augenblicken starben; dort blieben sie so lange, bis sie äußerlich schwarz geworden waren. Dies dauerte je nach dem Entwicklungsstadium, auf dem sie sich befanden, verschieden lang (drei bis sechs Stunden). Embryonen, die zwölf Stunden und länger in den Fixirungsflüssigkeiten gelegen hatten, schienen mir für meine Zwecke nicht mehr recht tauglich zu sein.

Noch eine andere Methode gab mir günstige Resultate. Die-

selbe ist um so vortheilhafter, als sie weniger mühevoll und zeitraubend ist, wie die erstere, wennschon hierbei auch mancher Embryo zu Grunde geht. Die Eier wurden in zwei Theile geschnitten und zwar so, dass sich in dem kleineren Theil der Embryo befand. Diese Partie warf ich in die Lösung und schüttelte das Gefäß sofort mehrere Male tüchtig. Dies hatte den Zweck, den Dotter aus den Eihäuten mit dem Embryo herauszuschleudern. War ersterer geronnen, so gelang dies freilich nicht mehr. Auch wenn der Embryo an der Schale haften blieb und nur der Dotter dieselbe verließ, gab es noch eine befriedigende Konservirung. Ich nahm für jeden Embryo ein einziges, kleines Reagensgläschen, um die Fixirungsflüssigkeit nicht durch vielen geronnenen Dotter zu verschlechtern und brachte die Embryonen, sobald ich deren eine genügende Anzahl konservirt hatte, dann noch für einige Zeit in eine frische Lösung. Hierauf wurden sie sechs Stunden lang in Aqua dest. ausgewaschen und kamen nach allmählicher Erhärtung in Alkohol von 95%. Die Embryonen von Limax maximus verblieben dreiviertel bis eine Stunde lang in HERMANN'scher Lösung. FLEMMING'sche Lösung kam nicht zur Anwendung. Sie wurden dann $1^1/_2$—2 Stunden in Aqua dest. ausgewaschen und hierauf langsam in Alkohol von aufsteigender Koncentration gehärtet.

Nach vielem Probiren kam ich zu dem Schluss, dass für das Studium der Zellplatten und deren Rudimente die HEIDENHAIN'sche Hämatoxylin-Eisenlackfärbung, sowie das FLEMMING'sche Orangeverfahren die günstigsten Methoden seien. Im großen Ganzen möchte ich erstere noch dem letzteren vorziehen, da die Dreifachfärbung den Zellplattenrudimenten keineswegs eine besondere Tinktion verleiht, wie dies mehrfach angegeben wurde, und auch noch den Nachtheil hat, dass sie weniger sicher und bedeutend umständlicher ist, als das HEIDENHAIN'sche Verfahren.

Für das Orangeverfahren hielt ich mich ganz an die Vorschriften FLEMMING'S. Nur fand ich es bei Limax vortheilhaft, die Präparate nie unter vier bis fünf Tagen in der Safraninlösung zu lassen. Die Färbungen mit der HEIDENHAIN'schen Methode wurden derart vorgenommen, dass bei Limax die Objekte eine Stunde in dem schwefelsauren Eisenammonoxyd und zwei Stunden in dem wässerigen Hämatoxylin blieben. Die Schnitte von Obelia, so wie von Lachs und Forelle blieben zwei Stunden in der Eisen- und drei Stunden in der Hämatoxylinlösung.

Historischer Theil.

Hinsichtlich des Historischen gebe ich zunächst einen Überblick desjenigen, was bis zu CARNOY's Arbeit »La Cytodiérèse des Arthropodes« im Jahre 1885 über das Vorkommen von Zellplatten in den thierischen Zellen bekannt war.

STRASBURGER war es, der die Zellplatte bei Pflanzen, wenn auch nicht zum ersten Male beobachtete, so doch zuerst genauer studirte. Ihm müssen wir auch die Entdeckung der thierischen Zellplatte zuschreiben. In seinem Werke »Über Zellbildung und Zelltheilung« (1875 erste Aufl.) finden wir bei der Beschreibung der Zelltheilung in den Knorpelzellen des Kalbohrs folgende Stelle:

»Auch konnte ich in einigen Fällen deutlich zwischen den weiter aus einander gerückten Kernhälften feine Fäden ausgespannt sehen, ohne dass noch eine Spur von Theilung am Protoplasma der Zellen zu bemerken gewesen wäre. Im Äquator der Fäden und im ganzen Umfang derselben bis an die Mutterzellwand reichend, wurde dann eine Trennungsschicht sichtbar, jedenfalls den Anfang der Zellplatte andeutend.«

Nach dieser Entdeckung wurden in rascher Folge von zahlreichen Forschern bei thierischen Objekten gelegentlich Zellplatten beobachtet. Noch im selben Jahre (Nov. 1875) sah BÜTSCHLI Zellplatten bei Hirudineen, Infusorien und einer Schnecke und erklärte dieselben sofort für Homologa der pflanzlichen Zellplatten. Später beobachteten solche Gebilde: BALBIANI bei einer Orthopterenlarve, MAYZEL (1876—77) in der Hornhaut vom Frosch, bei Triton, Kaninchen, verschiedenen Vogelembryonen, sowie in der Epidermis und in Cancroiden des Menschen. E. VAN BENEDEN (1876) bei Dicyemiden; einige Jahre danach bei sich furchenden Ascariseiern. SCHLEICHER in mehr oder weniger typischer Ausbildung in Knorpelzellen. 1879 berichtete MARK in einer vorläufigen Notiz bezügl. seiner Untersuchungen über die Richtungskörperbildung bei Limax agrestis von einer Art Zellplatte, die bei der Abschnürung der Richtungskörper, sowie in der Spindel des befruchteten Eies auftreten sollte. Trotzdem finde jedoch die Theilung mit Hilfe einer Einschnürung statt. In einer Arbeit vom Jahre 1880 erwähnt FLEMMING, er habe in Tochterplattenstadien von Salamanderhodenzellen äquatoriale Differenzirungen angetroffen, die »offenbar STRASBURGER's Zellplattenelementen« entsprächen (p. 173). Sodann wurden zellplatten-

ähnliche Gebilde noch beschrieben von R. HERTWIG bei »Spirochona gemmipara« (1877), von A. GRUBER bei Actinosphaerium (1882).

CARNOY war es nun, der zuerst die thierische Zellplatte, und zwar bei Arthropoden, näher untersuchte. Er fand Rudimente derselben bei diesen Thieren allgemein verbreitet, jedoch in so außerordentlich variabler Form, dass ihre mehr oder minder vollkommene Ausbildung ganz dem Zufall anheimgegeben schien. Die thierische Zellplatte hat nach CARNOY, wie die pflanzliche, eine zweifache Konstitution. Sie setzt sich zusammen aus der Cytoplasmaplatte (plaque cytoplasmatique) und der Spindelplatte (plaque fusoriale). Letztere scheint aus äquatorialen Anschwellungen der Verbindungsfäden hervorzugehen. Wie diese Verdickungen indessen zu Stande kommen, darüber ist sich CARNOY nicht klar. Er ist geneigt mit STRASBURGER anzunehmen, dass die Verbindungsfasern hohle mit einer Substanz erfüllte Schläuche repräsentiren, deren Inhalt kurz vor der Zelltheilung nach dem Äquator der Fäden wandert, um sich dort in kleinen, runden Aussackungen anzusammeln. Diese Knötchen können so lange anwachsen, bis sie schließlich mit einander verschmelzen und eine geschlossene Zellplatte bilden. Meistens bleiben sie jedoch unverbunden. Weit seltener als die Spindelplatte ist die Cytoplasmaplatte. Während erstere oft allein das Rudiment der Zellplatte ausmacht, ist letztere (bei den Arthropoden) unbedingt an das Vorhandensein einer Spindelplatte gebunden. Nur ausnahmsweise ist die Cytoplasmaplatte vollständig. In den meisten Fällen erstreckt sie sich nur bis zu einer sehr geringen Entfernung von der Spindelplatte in das Protoplasma; auch ist sie sehr delikater Natur. Der geringste Druck, die Zufügung eines Reagens, um sie zu fixiren, kann sie in ihre Elemente auflösen. Ihr Wachsthum erfolgt von der Spindel aus nach der Membran zu. Niemals sah CARNOY Cytoplasmaplatten, die von der Zellmembran aus nach der Spindel zu wuchsen[1].

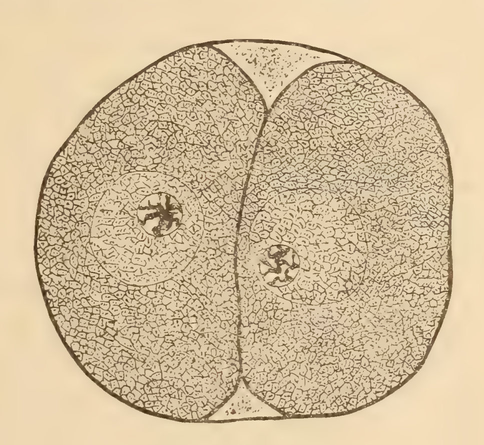
Nicht selten zeigt die Cytoplasmaplatte, wenn sie ganz zur Ausbildung kommt, ein merkwürdiges Verhalten: In verschiedener Entfernung von der Mutterzellmembran kann sie sich nämlich theilweise oder in ihrem ganzen Umkreise gabeln, so dass ein Ring abgegrenzt wird, der sich an seinem Innenrande keilförmig zuschärft und die Mutterzelle äquatorial umschließt (Textfig. 1).

---

[1] Dies gilt indessen nur für die Zellplatten der Arthropoden; die Zellplattenbildung bei sich furchenden Ascariseiern soll nach CARNOY stets von der Muttermembran aus beginnen.

Der vom Ringe abgegrenzte Cytoplasmatheil fällt nun allmählich der Degeneration anheim. Die Elemente der Zellplatte verschmelzen mit einander, um schließlich im günstigsten Falle in eine Membran überzugehen. Dann reißt für gewöhnlich die äußere Wand des ringförmigen Ausschnitts ein. Hierdurch wird für den oberflächlichen Beschauer eine Zelltheilung durch Einschnürung vorgetäuscht, indem die Tochterzellen nur noch für ein kurzes Stück mit einander in Berührung stehen, peripher jedoch weit aus einander klaffen.

Wie bei manchen Pflanzenzellen konnte CARNOY auch bei den Arthropodenzellen Fälle beobachten, wo Zellplatten zwar angelegt, jedoch nicht verwerthet werden. Dies geschieht namentlich dann, wenn nach Bildung des Diasters ein zu starkes Auswachsen der Verbindungsfäden erfolgt, so dass sich die Theilungsfigur im weiten Bogen durch die ganze Zelle erstreckt. Im extremen Falle nähern sich hierbei die Tochterplatten bis beinahe zur Berührung. In der äquatorialen Zone der Fasern kann dann wohl eine Spindelplatte angelegt werden; — vielleicht sogar eine Cytoplasmaplatte — doch kommt es weder zu einer Verwerthung derselben, noch zu einer Zelltheilung. Auf diese Weise entstehen mehrkernige Zellen. Die Platte selbst kann noch einige Zeit, nachdem die Kerne bereits in das Ruhestadium zurückgekehrt sind, sichtbar sein; schließlich wird sie jedoch von dem Protoplasma resorbirt. Anderenfalls wieder kann eine Zellplatte zwar normal angelegt werden, ohne dass sie jedoch bei der Theilung des Zellleibes eine Rolle spielt. Verläuft die Theilung als scharfe Furche, so werden hierbei die Elemente der Zellplatte aus einander gerissen und der Resorption anheimgegeben; ist hingegen die Einschnürung flach, so dass schließlich die Tochterzellen nur noch durch einen schlanken Faden mit einander in Verbindung stehen, so verringert sich die Zellplatte progressiv mit der Verschmälerung der protoplasmatischen Verbindungsbrücke.


Textfig. 1 (nach CARNOY).

Nach den Untersuchungen CARNOY's lassen sich in den Hodenzellen der Arthropoden drei Theilungsmoden feststellen:

1) Theilungen durch einfache Einschnürungen.

2) Theilungen durch Kombination einer Einschnürung mit einer rudimentären Zellplatte.

3) Theilungen mit alleiniger Hilfe einer Zellplatte.

Die Trennung zweier Tochterzellen von einander erfolgt durch Spaltung der Zellplatten oder der aus ihnen hervorgegangenen Membranen.

In einer neueren Arbeit (1888) hat CARNOY nachgewiesen, dass sich auch Nematodeneier und zwar ausschließlich mit Hilfe einer Zellplatte theilen. Hierbei soll, wie bei Spirogyra, die Plattenbildung von beiden Seiten der Muttermembran aus erfolgen. Eine eigentliche Spindelplatte ist nicht vorhanden. (Neuerdings ist sie in Gestalt eines FLEMMING'schen Körpers, der indessen später auftritt, als die Cytoplasmaplatte, nachgewiesen worden.)

Zellplatten oder Zellplattenrudimente sind seit jener Zeit noch oft aufgefunden worden. So beobachtete BLOCHMANN solche bei Formica fusca, GEBERG in der Substantia propria der Tritonhornhaut; SOLGER im Amnion der Ratte; HENKING in Pyrrhocoris apterus. VAN DER STRICHT fand in der embryonalen Leber von Säugethieren Zelltheilungen durch Bildung einer Zellplatte und nachträgliches Spalten derselben; jedoch auch Theilungen durch Einschnürung. —

Es kann nicht der Zweck dieser Zeilen sein, alle jene Arbeiten aufzuzählen, in welchen beiläufig gesehene Zellplattenrudimente flüchtig erwähnt werden. Das lässt sich indessen schon jetzt sagen, dass sie eine weite Verbreitung besitzen; wahrscheinlich giebt es keine Thierklasse, in welcher sie nicht wenigstens bei einigen Vertretern vorkommen. Treten sie gelegentlich vollständig und typisch auf, wie bei den Arthropodenzellen (CARNOY), so kann kein Zweifel darüber obwalten, welche Bedeutung sie für die Zellen haben; sie repräsentiren sodann vollständige Homologa der pflanzlichen Zellplatten. Anders ist es bei den rudimentären Zellplatten.

In letzterer Zeit hat man jenen Gebilden größere Aufmerksamkeit geschenkt. Die Veranlassung hierzu gaben namentlich die Untersuchungen FLEMMING's über den sogenannten »Zwischenkörper« in Salamanderzellen. In den späteren Dispiremstadien, zur Zeit, wo sich die Tochterzellen eben von einander abgeschnürt hatten, sah dieser Forscher an der Trennungsstelle einen feinen scharf gefärbten Körper von walzenförmiger oder runder Gestalt. Einmal schien sich

der Körper getheilt zu haben. Auch nach der Zelltrennung und dann, wenn die Kerne sich schon im Ruhestadium befanden, war er vielfach noch zu sehen. Jederzeit schien er in enger Beziehung zu den Verbindungsfäden zu stehen. Letztere vereinigten sich in ihm und bildeten so zwei Strahlenkegel mit sich berührenden Spitzen. Im Laufe der späteren Phasen verkleinerten sich die Doppelkonen allmählich immer mehr, und zwar derart, dass die dem Zwischenkörper zunächst gelegenen Theile am längsten persistirten. Die Zwischenkörper schienen aus kleinen Körnchen hervorzugehen, die in den blassen Verbindungsfasern während der Dispiremphase auftraten.

Flemming glaubt, dass die Zwischenkörper »in irgend welcher Weise Homologa der pflanzlichen Zellplatte sind«.

Noch vor Flemming hatte Prenant gefunden, dass der Zwischenkörper auch in den Zellen wirbelloser Thiere vorkommt. Er beschieb ihn für Scolopendra und Lithobius als ein stets zweitheiliges Gebilde. Am häufigsten soll er zwischen Tochterzellen im Ruhezustande — niemals im Diasterstadium — zu finden sein. (Im Gegensatz zu Geberg's Untersuchungen an Tritonzellen.) Die Zwischenkörperchen entstehen nach der Ansicht Prenant's durch Koncentration der auf den Verbindungsfäden ausgestreuten Chromatinstückchen (die Verbindungsfäden haben nach seiner Ansicht ebenfalls nucleären Ursprung). Endlich hat er mehrere Male »accessorische Zwischenkörper« und »Hauptzwischenkörper« ganz nahe am Kern der einen Tochterzelle gesehen. Die Beobachtungen Prenant's führen uns zu den Untersuchungen v. Kostanecki's hinüber.

Dieser Forscher fand Zwischenkörper in den Embryonalzellen mehrerer Säuger, sowie einer großen Anzahl anderer Wirbelthiere. Stets sah er, dass die Verbindungsfäden im Diasterstadium jederseits vier bis fünf oder auch sechs umfangreichere Körperchen aufwiesen, daneben aber immer noch eine größere Anzahl kleinerer Körnchen zeigten. Manchmal waren auch nur kleine Körnchen auf den Fibrillen zu sehen. Die beschriebenen Gebilde rückten nach dem Äquator der Theilungsfigur und ordneten sich dort zu einer Platte an, worauf die Einschnürung des Zellleibes erfolgte. Sobald dieselbe bis zur Centralspindel fortgeschritten war, wurden die peripher gelegenen Fibrillen zerschnitten. Die Körperchen begaben sich dann mit den verkürzten Fasern wiederum polwärts. Die Mehrzahl der Fasern wurden jedoch bei weitergehender Einschnürung mit den darin angesammelten Körperchen zusammengedrängt, wodurch dieselben zur

Verschmelzung kamen und ein bis zwei Zwischenkörperchen bildeten. Diese theilten sich so, dass je ein Stück die Spitze eines der beiden Faserkegel bildete, welche letztere alsdann durch Kontraktion ihrer Elemente polwärts geführt wurden. v. KOSTANECKI erblickt in diesen Vorgängen »eine Einrichtung, die Substanz der Centralspindelfasern wieder an jenen Ort gelangen zu lassen, aus dem sie unzweifelhaft stammen, nämlich an die am Polfelde angesammelte Substanz des Archoplasmas«.

Auch VON KOSTANECKI hält den FLEMMING'schen Körper für ein Zellplattenrudiment, das jedoch im Laufe der Zeit einen Funktionswechsel erlitten hat. Er vermuthet überdies, dass in den Pflanzenzellen zwei neben einander herlaufende Processe zu einem einzigen zusammengefasst sind, nämlich eine äquatoriale Differenzirung der Centralspindelfasern zum Zwecke ihrer Halbirung und eine eigentliche Zellplattenbildung zur Herstellung einer Scheidewand. Der letztere Modus trete nun bei den thierischen Zellen gar nicht auf, wodurch der erstere um so unverhüllter zum Vorschein komme.

LUSTIG und GALEOTTI, die den Zwischenkörper an einem Objekte studirten, das auch VON KOSTANECKI vorlag, — nämlich an menschlichen Carcinomen — kommen zu wesentlich anderen Resultaten. Sie finden, dass die Verbindungsfäden im Diaster und Dispirem eine zweifache Konstitution aufweisen, sich aus den eigentlichen Centralspindelfasern und einer dieselben umgebenden Schicht typisch mikrosomaler Fibrillen, den Mantelfasern, zusammensetzen. Letztere sollen sich später in der Mitte erst spindelförmig, dann knötchenförmig verdicken und hierdurch einen Ring bilden, der sich äquatorial um die nicht differenzirten Verbindungsfasern legt.

Nun steht nach FLEMMING der Zwischenkörper immer in unlässlicher Verbindung mit der Centralspindel. LUSTIG und GALEOTTI glauben indessen, dass der Zwischenkörper nichts mit der Centralspindel zu thun hat, sondern einzig und allein aus Differenzirungen der Mantelfasern herstammt. Ferner stehe das Zwischenkörperchen in keinerlei Beziehung zu der Einschnürung der Centralspindel, welche letztere schon vorhanden sei, noch ehe sich von ersterem eine Spur nachweisen lasse.

Diesen Angaben stehen wiederum die Untersuchungen PRENANT'S entgegen, der in seiner Arbeit »Sur le corpuscule central« zu folgendem Schlusse kommt:

»Je pense que le corps intermédiaire de FLEMMING représente dans la plaque cellulaire plus spécialement cette partie que CARNOY

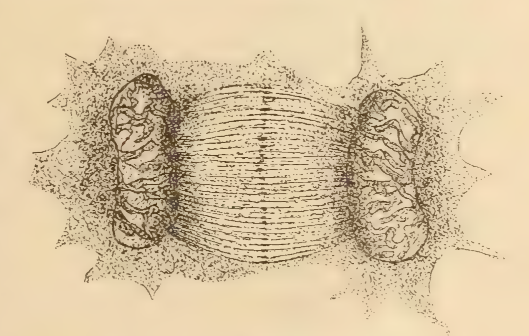
a nommée plaque fusoriale, et qui est constituée sur le trajet du fuseau ou de son vestige.«

BENDA endlich fand den Zwischenkörper bei den Spermatocyten des Salamanderhodens in Gestalt eines Ringes; eben so METZNER. HEIDENHAIN stimmt ihnen bei; er glaubt, dass der FLEMMING'sche Körper sich aus zwei Theilen zusammensetzt, dem eigentlichen ringförmigen Körper und dem Stück der Centralspindel, das er umschließt. Auf die Frage, woher dieser Ring stammt, weiß er indessen keine Antwort zu geben.

Bevor ich auf meine eigenen Untersuchungen an der thierischen Zelle eingehe, bedarf es einer kurzen Erläuterung, wie sich die Dinge bei den Pflanzenzellen verhalten. Ich werde mich hierbei an die Arbeiten STRASBURGER's halten, der ja zuerst die morphologische und funktionelle Bedeutung der pflanzlichen Zellplatten näher untersucht hat.

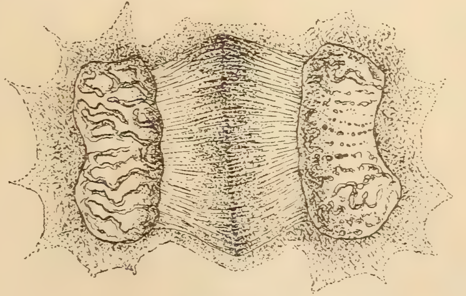
Zellplattenbildung bei Pflanzen.

Als verbreitetster Theilungsmodus der pflanzlichen Zellen ist wohl derjenige zu betrachten, der mit Zuhilfenahme einer zwischen den Kernen sich bildenden Scheidewand von statten geht.



Textfig. 2 (nach STRASBURGER).

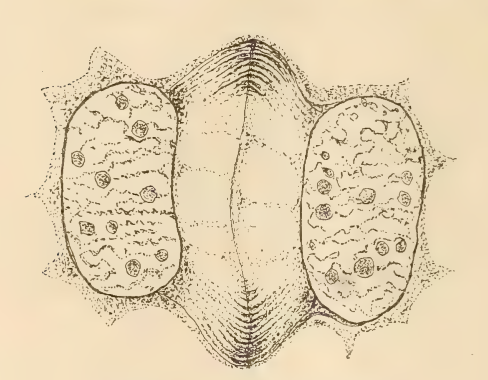
Nachdem die Tochterplatten aus einander gewichen sind, bleiben nur noch die primären Verbindungsfäden zurück. Dieselben beginnen nun bedeutend in die Länge zu wachsen. Zu gleicher Zeit dringt Cytoplasma von außen herein und liefert so das Material zu sekundären Verbindungsfäden. Beim Auseinanderweichen der Tochterplatten waren die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes, die vordem die ganze Spindel erfüllten,



Textfig. 3 (nach STRASBURGER).

von ersteren polwärts gedrängt worden (Textfig. 2 und 3); sie wandern nun wieder nach dem Äquator der Mutterzelle und vertheilen sich dort auf eine schmale Zone. An ihr Erscheinen ist das Auftreten von knötchenartigen Differenzirungen (Dermatosomen) im Äquator der Verbindungsfasern gebunden[1].

Der ganze Komplex der Fäden wölbt sich nun in der Mitte vor, und zieht sich hierauf, nachdem die sekundären Verbindungsfäden die Dicke der primären erreicht haben, von den Tochterkernen zurück. Der hierdurch entstandene Zwischenraum wird mit körnigem Cytoplasma angefüllt. Gleichzeitig werden am Rande des Komplexes neue Verbindungsfäden angelegt, die durch lokale Anschwellung sofort zum Wachsthum der Zellplatte beitragen. Dieser Process dauert so lange, bis die Muttermembran erreicht ist. Die Dermatosomen wachsen hierauf in die Dicke, bis sie sich berühren und mit einander verschmelzen können. Im Augenblick ihres Auftretens verhalten sie sich gegen Reagentien genau wie die Verbindungsfäden. Später wächst ihr Lichtbrechungsvermögen; sie erleiden dann, wahrscheinlich durch Imbibition mit Substanzen des Kernsaftes, eine bedeutende chemische Umwandlung. In den meisten Fällen besitzen die Dermatosomen nur geringe Dimensionen. Ist jedoch der Abstand zwischen den Fibrillen ein beträchtlicher, so können sie einen nicht unbedeutenden Umfang erhalten. Derselbe Fall kann jedoch auch bei dichter Anordnung der Verbindungsfäden eintreten (z. B. häufig in der Endospermanlage von Allium odorum). Aus der direkten Beobachtung ergiebt sich, dass die Scheidewand durch Verschmelzung der Dermatosomen mit einander zu Stande kommt und nicht etwa im Inneren der Zellplatte nach Spaltung derselben ausgebildet wird (Textfig. 4).



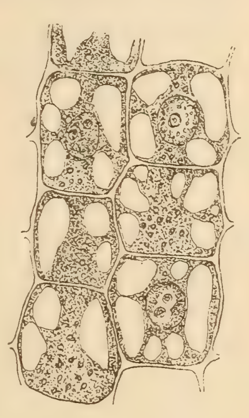
Textfig. 4 (nach STRASBURGER).

[1] STRASBURGER erwähnt ausdrücklich (Kern und Zelltheilung 1888), dass nicht der geringste Zweifel darüber obwaltet, dass man es hierbei mit äquatorialen Anschwellungen der Verbindungsfäden, nicht etwa mit zwischengelagerten Körnchen zu thun hat.

Die Membranen der Hydroiden.

Sehen wir uns im Thierreich nach Zellen um, deren Membranen einen Vergleich mit denjenigen der Pflanzenzellen aushalten können, so sind es vor Allem die Hydroiden, die sich durch die Dicke und Starrheit ihrer Zellwände auszeichnen. Ganz besonders auffallend verhalten sich in dieser Beziehung die Entodermzellen ihrer Tentakeln.

Wir haben es hier keineswegs mit einfachen Umhüllungsschichten zu thun, die sich von dem eigentlichen Zellleibe als dunkler gefärbte Linien abheben, sondern mit typischen membranösen Wänden, deren pergamentartiges Aussehen auf eine hohe Resistenz und Elasticität schließen lässt. In Fig. 2*a* u. 2*b* (Taf. XX) gebe ich das Bild einiger Tentakelentodermzellen einer craspedoten Meduse (Obelia) und zum Vergleiche nebenstehend (Textfig. 5) die Abbildung einiger Pflanzenzellen. Die Ähnlichkeit beider tritt klar vor Augen. Fig. 3 stellt einen Schnitt quer zur Längsrichtung der Magenentodermzellen eines Polypen von Obelia gelatinosa dar. Sie sehen zum Verwechseln pflanzlichen Parenchymzellen ähnlich. Der regelmäßige, im Durchschnitt polygonale Bau, die Vacuolisirung, die feste Membran, (die hier indessen doch nicht die Dicke der Tentakelentodermzellen erreicht) — dies Alles bildet ja Momente, die der Pflanzenzelle ihr typisches Gepräge verleihen. Der Gedanke, jene thierischen Zellmembranen könnten vielleicht auf dieselbe Weise entstehen, wie es im Allgemeinen bei den Pflanzenzellen der Fall ist, d. h. durch Präformation von Zellplatten, lag desshalb sehr nahe. Die Größe der Zellen, namentlich der Tentakelentodermzellen, schien überdies das Studium ihrer Entwicklung sehr zu begünstigen. Leider stellte sich nachträglich heraus, dass die obige Vermuthung eine irrige war.



Textfig. 5 (nach SACHS).

Zunächst sind die Entodermzellen der Tentakeln im Stadium, wo sie sich zu differenziren beginnen, so klein als alle übrigen Zellen. (Wie schon oben erwähnt wurde, zeichnen sich die Zellen der Hydroidpolypen embryonal durch besondere Kleinheit aus.) Ihre spätere bedeutende Größe ist, wie wir gleich hören werden, das

Resultat innerer Umwandlungsprocesse. Die Tentakelentodermzellen lassen sich sehr leicht als solche erkennen, da sie ja im Schnitte beiderseits von der Stützlamelle begrenzt werden und ganz bedeutend die sie umhüllenden Ektodermzellen an Größe übertreffen (Fig. 26 Taf. XX). Ausgewachsen haben sie die Form einer Tonne mit schwach gewölbten Seitenwänden und geringer relativer Höhe. Der Querschnitt stellt demnach einen Kreis dar. Auf einem Längsschnitt bildet der gewölbte Theil der Membran mit der Stützlamelle ein Arkadensystem (Fig 26), wodurch stets zwischen den gemeinschaftlichen Wänden zweier benachbarter Zellen und der Stützlamelle ein im Schnitt dreieckiger Zwickel abgegrenzt wird.

In ihrer frühesten Anlage zeigen diese Zellen noch keinerlei regelmäßige Anordnung. Erst nach und nach nehmen sie eine bestimmte Lage an; indem sie sich beiderseits keilförmig in einander schieben, ähnlich wie dies von den Zellen der Tunicatenchorda beschrieben wurde (Klaatsch). Bei dem Einschiebungsakt spitzen sie sich nach innen zu. Dessgleichen nehmen auch die Kerne, die zuerst eine runde Gestalt besaßen, etwa wie ich sie in den Entodermzellen der Magenhöhle Fig. 3 gezeichnet habe, eine mehr längliche an einem Ende sich verjüngende Form an. Konnte man bis dahin nach außen eine Zellgrenze deutlich unterscheiden, wie dies ja bei allen embryonalen Zellen der Fall ist, so verschmelzen nun die einzelnen Zellen dermaßen mit einander, dass man nur noch an der Lage der Kerne ihre Anordnung erkennen kann. Letztere rücken jetzt etwa in die Mitte des Zelllumens und man sieht deutlich, wie sich rings um sie eine Sekretvacuole ausscheidet. Dieser Process kann schon anfangen ehe die Entodermzellen ihre definitive lineare Anordnung angenommen haben. Zunächst bildet sich um den Kern eine Sekretvacuole aus, die ihn Anfangs in Gestalt eines feinen koncentrisch zu ihm verlaufenden Spaltes im Protoplasma umgiebt. Dieser helle Hof vergrößert sich immer mehr und drängt das Protoplasma nach außen (Fig. 1, Taf. XX). Dort wo sich die Vacuolen zweier Zellen am nächsten kommen, werden sie oft nur durch eine ganz dünne Protoplasmalamelle von einander geschieden, oder sie berühren sich sogar direkt und werden nur durch die beiderseitige Oberflächenspannung am Zusammenfließen verhindert. Durch allmähliche Erhärtung dieser Grenzlamellen kommt wohl die erste Anlage der gemeinschaftlichen seitlichen Membranen zu Stande. Immer weiter wird nun das Protoplasma nach der Stützlamelle hingedrängt, da jedoch der Turgor der Vacuole nicht gleichmäßig wirkt, vielleicht

auch, weil das Protoplasma nicht überall dieselbe Dichte besitzt, weicht letzteres oft der andringenden Sekretvacuole seitlich aus und begiebt sich wieder mehr der Mitte zu in die Nähe des Kerns. Im ausgewachsenen Zustande der Zelle findet sich das Protoplasma entweder nur in Gestalt eines flachen Überzugs an einer oder an beiden lateralen Wänden angelagert, oder es verbindet als schmale Brücke die beiden Trennungsmembranen mit einander (Fig. 2^b). Stets findet man den Kern, der nun wieder eine runde Gestalt angenommen hat, in einer größeren Protoplasmaansammlung.

Die sekundäre Membran der Tentakelentodermzellen kommt also augenscheinlich dadurch zu Stande, dass die feine Protoplasmalamelle, welche einerseits zwischen zwei Vacuolen, andererseits zwischen Stützlamelle und Vacuole eingegrenzt ist, allmählich erhärtet. Das spätere Dickenwachsthum erfolgt dann durch Ablagerung von aus der Vacuole ausgeschiedenen Substanzen an die primäre Membran. Das übrige Protoplasma hat von nun an an der Bildung der Membran wenig oder gar keinen Antheil mehr. Stets kann man dort, wo ein protoplasmatischer Beleg vorhanden ist, deutlich die Grenze beider Materien erkennen. Schon in frühen Stadien scheint sich das Protoplasma sehr vermindert zu haben. Das beruht jedoch zum großen Theil auf Täuschung; man berücksichtigt hierbei nicht, dass die Zellen durch die Vacuolisirung zu außerordentlicher Größe angeschwollen sind, ohne dass sich das Protoplasma im Verhältnis der Volumzunahme der Zelle vermehrt hat. Eine geringe Verminderung des Protoplasmas mag indessen schon früh eintreten. Bei ganz alten Zellen lässt sich mit Bestimmtheit eine Verringerung desselben konstatiren. Solche Zellen sind nur von ganz dünnen Protoplasmasträngen durchzogen, der Kern hat ebenfalls an Volumen eingebüßt und ist dann fast immer wandständig. Die dicken Membranen sind stark lichtbrechend; sie haben alle ein zerknittertes Aussehen. Die gemeinschaftlichen Zellwände sind ganz dicht auf einander gerückt, so dass die Zellen eine scheibenartige Anordnung erhalten.

Fragen wir uns nach der funktionellen Bedeutung dieser Membranen, die im ganzen Entoderm der Hydroiden auftreten, jedoch in den Tentakeln am typischsten zur Ausbildung kommen, so scheinen ihnen namentlich zwei Aufgaben zuzukommen: Sie sollen dem Körper des Thieres eine Art Stütze und Festigkeit verleihen, sodann aber vor Allem seine Elasticität bedeutend erhöhen. Dass namentlich Letzteres ganz hervorragend der Fall ist, leuchtet Jedem sofort

ein, der je die schlangenartigen geschmeidigen Bewegungen der Tentakeln eines Hydroiden beobachtet hat.

Man kann die Entodermzellenreihe der Hydroidententakel, wie es KORSCHELT treffend thut, mit der Chorda des Amphioxus vergleichen. Auch hier sind es ja außer den verschiedenen Scheiden, durch Vacuolisirung der Zellen gebildete Membranen, die diesem Gebilde seine hohe Elasticität und Festigkeit verleihen.

Zellplatten bei den Hydroiden.

Bevor ich zu den eigentlichen Untersuchungen übergehe, möchte ich noch einige Worte vorausschicken. Ich habe schon oben erwähnt, dass sich die Zellen der Hydroiden durch besondere Kleinheit auszeichnen. Sie bilden desshalb gerade kein günstiges Objekt für die folgenden Untersuchungen. Auch sind die Entodermzellen in Stadien, wo sie sich noch in lebhafter Theilung befinden, nicht größer als die Ektodermzellen. Ihre spätere mächtige Ausdehnung erfolgt erst dann, nachdem Theilungen nicht mehr vorkommen, durch Vacuolisirung. Als äußerste Grenze muss für sie der Zeitpunkt angenommen werden, wo sich der Kern gerade mit einem schmalen Sekrethof umgiebt. — In diesem Stadium habe ich ausnahmsweise noch Theilungen angetroffen. — Etwa noch vor einem Stadium, wie es in Fig. 1 abgebildet wurde.

Nachdem ich gefunden hatte, dass kurz vor oder nach dem Beginn der Vacuolisirung die Grenzschicht der Entodermzellen verschwindet, erwartete ich nicht mehr, dass ein so vergängliches Gebilde stets mit Hilfe einer vollständigen Zellplatte zu Stande käme. Ich hatte mich nicht getäuscht. Wie meine späteren Untersuchungen ergaben, kann zwar eine Zellplattenbildung auch in den Tentakelentodermzellen stattfinden, und zwar in allen Abstufungen, wie wir noch hören werden, eine konstante Bildung jener Zellen ist sie jedoch nicht. Zellplatten und deren Rudimente sind bei Obelia durch das ganze Thier, sowohl im Ektoderm als auch im Entoderm verbreitet. Von einem regelmäßigen, vielleicht an ein bestimmtes Gewebe gebundenes Auftreten derselben kann keine Rede sein. Das Einzige, was sich diesbezüglich ermitteln ließ, war die Thatsache, dass im Ektoderm häufiger kleinere Zellplattenrudimente auftreten als im Entoderm. Wie wir später noch sehen werden, lässt sich diese Thatsache durch die Lagerungsbeziehungen der einzelnen Zellen zu einander sehr gut erklären.

Zunächst muss ich den Befunden CARNOY's beistimmen, dass in

ein und demselben Gewebe Zellplatten in allen nur denkbaren Abstufungen zur Ausbildung kommen können. So klein die Zellen der Obelia sind, so deutlich treten hier indessen die Theilungsfiguren auf.

Dort, wo die Zellplatte ganz zur Ausbildung kommt, lässt sich mit Sicherheit ihre zweifache Konstitution nachweisen. Fig. 4, Taf. XX giebt ein schönes Bild einer vollkommenen Zellplatte. Klar und deutlich verläuft inmitten der wohlausgebildeten Figur die Spindelplatte, die sich nach beiden Seiten in das Cytoplasma fortsetzt. Der Rand der Mutterzelle zeigt nicht die Spur einer Einschnürung (der wahrscheinlich durch das Mikrotommesser verursachte Spalt thut der Klarheit des Bildes keinen Eintrag). Da wir es hier schon mit einem späten Diasterstadium zu thun haben, so kann kein Zweifel darüber obwalten, dass die Zelltheilung jedenfalls mit Hilfe der Zellplatte zu Stande gekommen wäre. Über die Natur der einzelnen Zellplattenelemente lässt sich leider wegen ihrer Kleinheit bei den Hydroiden nichts Näheres bestimmen; indessen kann man deutlich erkennen, dass die Elemente der Spindelplatte größer sind als diejenigen der Cytoplasmaplatte. Dasselbe lässt sich von Fig. 5 sagen. Die Spindel nimmt hier fast den ganzen Zellraum ein. Die Centrosome, die sich bei allen Obeliazellen deutlich färben, liegen ganz am Rande der Zelle. Die Cytoplasmaplatte ist nur klein, weil eben kein Platz für sie übrig bleibt. Obgleich wir es nicht mit einem so alten Stadium wie in Fig. 4 zu thun haben, ist auch hier eine Theilung vermittels der Zellplatte vorauszusehen.

Solche vollständig ausgebildeten Zellplatten kommen indessen relativ selten vor. Das Gegentheil hiervon, d. h. Bilder, wo auch nicht die Spur einer Zellplatte vorhanden ist, lässt sich jedoch auch nicht allzuhäufig finden; am gewöhnlichsten sind Rudimente von einer Form wie in Fig. 9.

Die Zeit für das Auftreten der ersten Spur einer Zellplatte lässt sich nicht genau bestimmen. Zellplatten oder Rudimente derselben zeigen sich schon während des Verlaufs der ganzen Diasterphase. Am frühesten kommt von der Zellplatte die Spindelplatte zur Anlage. Oft sind die Tochterplatten kaum aus einander gewichen und schon zeigen sich zwischen ihnen die charakteristischen Verdickungen. Ein gutes Beispiel hierfür bietet Fig. 6 Taf. XX. Hier bilden indessen die einzelnen Elemente der Spindelplatte, die in diesem Falle besonders groß sind, noch keine kontinuirliche Reihe. Deutlich lassen sich zwischen den dunkel gefärbten Elementen derselben einzelne Lückenräume erkennen. Dieses Bild erlaubt uns zugleich

einen Einblick in die Entstehungsweise der Cytoplasmaplatte. Wir sehen an dem der Muttermembran nächst gelegenen Theil der Spindel, als Fortsetzung der Spindelplatte, einige Körnchen liegen, während die andere Seite noch völlig frei davon ist. Dieselben repräsentiren die erste Anlage der Cytoplasmaplatte. Noch deutlicher ist dies in Fig. 7 zu sehen. Auch hier zeigt sich erst an der einen Seite eine Körnchenreihe. Wir werden dabei an die Theilung mancher Pflanzenzellen erinnert, wo erst auf der einen Seite eine Ergänzungsplatte durch Vorbuchtung des Verbindungsfadenkomplexes zu Stande kommt, wonach sich dann die Fibrillen dort zurückziehen und ihre Materie zur Ausbauchung und Bildung der zweiten Plattenhälfte auf der anderen Seite hergeben. Indessen entsteht hier die Cytoplasmaplatte (resp. Ergänzungsplatte) aus äquatorialen Verdickungen von Fibrillen, was sich in unserem Falle nicht nachweisen lässt.

Bilder, wie sie die Fig. 6 und 7 Tafel XX darstellen, sind durchaus nicht selten. Niemals sah ich dagegen die Cytoplasmaplatte am Rand der Muttermembran beginnen. Immer war die Spindelplatte schon gebildet, ehe eine Spur der Cytoplasmaplatte auftrat. Stadien, wo nur die Spindelplatte angelegt ist, sind natürlich sehr häufig, da diese ja stets vor der Cytoplasmaplatte auftritt.

Manchmal ist es nicht ganz leicht festzustellen, ob eine im Äquator der Mutterzelle verlaufende Linie eine Zellplatte repräsentirt, oder ob dieselbe durch Aneinanderlagerung der Ränder zweier Schwesterzellen zu Stande kam. Oft erfolgt die Einschnürung einer Zelle, wie wir später sehen werden, in sehr spitzem Winkel und derart, dass sich die Theilungsränder sofort wieder berühren. Da hierbei zwei Grenzmembranen zu einer einzigen vereinigt scheinen, so hat letztere die doppelte Dicke der Membranen an anderen Stellen der Schwesterzellen und ist desshalb um so augenfälliger. Ein solches Bild kann für den flüchtigen Beschauer leicht eine Zellplatte darstellen, an deren Enden eine Einschnürung ansetzt. Lässt sich freilich die körnige Natur einer derartigen Linie nachweisen, oder erstreckt sie sich bis zu einem uneingeschnürten Zellrande, so kann kein Zweifel darüber bestehen, dass wir es mit einer echten Zellplatte bezw. einer aus ihr hervorgegangenen Membran zu thun haben. Im letzteren Falle handelte es sich dann um eine vollständige Zellplatte.

Wie schon erwähnt, können Zellplatten in allen nur denkbaren Abstufungen angelegt werden. Bald besteht eine Zellplatte nur aus wenigen Körnchen; dann wieder erstreckt sie sich bis zur Mitte des

Raumes zwischen Spindel und Zellgrenze; oder sie kommt im günstigsten Fall vollständig zur Ausbildung. Wie weit ihr Längenwachsthum fortschreiten kann, hängt sehr davon ab, wann am Rand an der Äquatorialzone eine Einschnürung auftritt. Geschieht dies, ehe sie merklich ausgewachsen ist, so hat sie wohl nicht Zeit zur bedeutenden Entfaltung zu kommen. Eben so wie die Cytoplasmaplatte kann auch die Spindelplatte rudimentär sein. Auch hier haben wir alle nur denkbaren Übergänge von einem Rudiment, das nur aus einem bis zwei Körnchen besteht, bis zu einer vollständigen Spindelplatte, die sich durch den ganzen Faserkomplex erstreckt. Die eigentliche Spindelplatte entsteht, wie wir später noch sehen werden, aus den knötchenartigen Anschwellungen der Verbindungsfäden. Indem sich erstere immer mehr verdicken bis sie sich berühren und sodann mit einander verschmelzen, entsteht eine feste Platte, aus welcher im günstigsten Falle eine Membran hervorgehen kann. In einem Spindelplattenrudiment haben entweder nur wenige Fäden äquatoriale Verdickungen, oder der größte Theil derselben; dann jedoch von so geringen Dimensionen, dass sich die einzelnen Elemente niemals berühren und mit einander verschmelzen können, wofern sie nicht durch gewisse Umstände, die ich gleich erwähne, zusammengedrängt werden. Geschieht Letzteres, so ist in beiden Fällen der Effekt der, dass die Verbindungsfäden, oder ein Theil derselben, einen Doppelconus darstellen, dessen Spitze in das Plattenrudiment ausläuft. Wir haben es sodann mit einem FLEMMING-schen Körper zu thun.

»Der FLEMMING'sche Körper ist sonach nichts weiter als eine sehr rudimentäre Spindelplatte.« Fig. 12 Taf. XX zeigt uns einen solchen FLEMMING'schen Zwischenkörper, der aus drei Körnern besteht. In Fig. 9 sind die einzelnen Elemente zu einem Ganzen verschmolzen, eben so in Fig. 13 und 14. Mag auch die Verschmelzung dieser Elemente manchmal durch Wachsthumsbewegungen der Spindel in der Diasterphase zu Stande kommen, so dass man in einer noch nicht, oder doch nur wenig eingeschnürten Zelle bereits die beiden charakteristischen Doppelkegel bemerkt, so findet doch die Vereinigung der Zellplattenelemente in weitaus den meisten Fällen auf ganz andere Weise statt. Erfolgt nach Anlage letzterer eine sich im scharfen Winkel vollziehende Einschnürung, so werden die Spindelfasern eine Zeit lang seitlich geschoben. Ihre äquatorialen Anschwellungen kommen hierdurch mit einander in Berührung und verschmelzen zu einem einheitlichen Gebilde. Ist die Einschnü-

rung einseitig, wie dies sehr oft der Fall ist, so wird manchmal die Spitze des Doppelkegels bis an die Mutterzellenmembran geführt. Andernfalls wieder, wenn die Einschnürung rings um die Äquatorialzone erfolgt, können die Verbindungsfäden von allen Seiten zusammengepresst und so zur Verschmelzung ihrer Elemente gebracht werden; dann bilden die beiden Achsen der Kegel annähernd eine Gerade (Fig. 9; auch Fig. 12 Taf. XX hätte bei weiterer Einschnürung ein solches Bild abgegeben). In Fig. 13 verläuft die Theilungsfurche rings um die ganze Mutterzelle. Man sieht, dass bereits die untere Einschnürung bis zur Spindel fortgeschritten war und letztere in der Richtung der Stützlamelle getrieben hatte, als die obere Einschnürung erst die Verbindungsfäden erreichte.

Für das Auftreten des FLEMMING'schen Zwischenkörpers gilt dasselbe, was ich bereits für die Spindelplatte erwähnt habe. Sobald die Tochterplatten einen größeren Raum zwischen sich lassen, erkennt man vielfach schon einzelne Körnchen, die dann stets im Äquator der Figur in eine Reihe angeordnet sind. Was nun die Entstehung der Spindelplatte bezw. des FLEMMING'schen Körpers anbelangt, so glaube ich bestimmt, dass sie beide auf dieselbe Weise wie bei Limax, Lachs und Forelle zu Stande kommen; nämlich, wie ich schon erwähnte, durch Knötchenbildung der Verbindungsfäden im Äquator. Die Kleinheit der Objekte lässt hier keine nähere Untersuchung zu. Bilder wie Fig. 12, Taf. XX sind indessen häufig. Wir sehen hier drei körnchenartige Gebilde, ein mittleres, dunkler gefärbtes und je zu beiden Seiten ein schwächer gefärbtes. Von einem jeden dieser Körnchen geht ein Büschel Strahlen nach den beiden Tochterplatten. Das weist darauf hin, dass wahrscheinlich jedes derselben durch Verschmelzung mehrerer kleinerer Verdickungen entstanden ist. Die Einschnürung ist von beiden Seiten erfolgt, aber noch nicht vollendet. Das Resultat derselben wäre, wie ich schon erwähnte, die Vereinigung der drei Körner zu einem FLEMMING'schen Körper gewesen — etwa wie in Fig. 9.

Ich möchte an dieser Stelle noch nicht näher auf die Untersuchung v. KOSTANECKI'S eingehen, der die Zwischenkörper aus Mikrosomen ableitet, die in der Diasterphase an den Centralspindelfäden entlang wandern. Vorläufig verweise ich nur auf Fig. 15 zum Zeichen, dass auch mir solche Bilder begegnet sind. Ich bemerke indessen schon jetzt, dass ich einen mikrosomalen Bau der Verbindungsfäden als eine für die Bildung des FLEMMING'schen Körperchens gar nicht in Betracht kommende Erscheinung ansehe.

Auf noch eine andere, als die eben geschilderte Weise kann ein FLEMMING'sches Körperchen (hier eigentlich ein Pseudo-FLEMMING-sches Körperchen) zu Stande kommen. In Fig. 16 sehen wir diesen Modus angedeutet. Es hat sich eine ziemlich vollständige Zellplatte ausgebildet. Die Spindelplatte scheint indessen nicht komplet gewesen zu sein, da sich die Verbindungsfäden in Gestalt zweier abgestumpfter Kegel darstellen. Rechts hat sich die Cytoplasmaplatte bis zur Spindelplatte gespalten. Auf der linken Seite geht die Einschnürung ohnedies bis beinahe dicht an die Spindel heran. Beachtet man nun nicht die feinen Theilstückchen am rechten inneren Rand der beiden Schwesterzellen, so glaubt man ein FLEMMING'sches Körperchen vor sich zu haben. Dieser Vorgang stellt zugleich einen Theilungsmodus der mit Zellplatten bezw. deren Rudimenten versehenen Obeliazellen dar. Hat eine Zelle eine gut ausgebildete Zellplatte, so theilt sie sich durch Spaltung letzterer. Bei kleinen Zellplattenrudimenten (FLEMMING'scher Körper) erfolgt die Zelltheilung wie bei gewöhnlichen Zellen durch Einschnürung. Der FLEMMING'sche Körper hat hierbei keinerlei Funktion; nicht einmal zur Erleichterung der Zelltheilung trägt er bei, sondern bewirkt eher im Gegentheil eine Verzögerung dieses Vorgangs, indem seine derbe Masse sich der Theilung widersetzt. Entweder wird er schließlich doch getheilt, oder er verharrt lange noch, nachdem sich die Kerne der beiden Tochterzellen bereits regenerirt haben, als funktionsloses Gebilde an der Theilungsmembran; oft inmitten eines Restes der Verbindungsfäden bis er allmählich verblasst und vom Gewebe resorbirt wird. In Fig. 14 hat sich bereits die ganze Centralspindel von oben her zurückgebildet. Das Chromatin der Tochterplatten ist schon in das Knäuelstadium übergegangen. Rings um dasselbe hat sich ein weißer vom Protoplasma scharf abgegrenzter Hof gebildet. Von dem länglichen Zwischenkörper strahlen noch einige kurze Fibrillen — die letzten Reste der Verbindungsfäden — in den Raum. In Fig. 17 sehen wir einen ähnlichen Vorgang. Auch hier haben sich schon die Tochterplatten zu einem Knäuel umgebildet und sich deutlich mit einer Kernmembran umgeben. Die Theilungszellen sind aus einander gewichen und haben einen breiten Intercellularraum freigelassen. Jede der Zellen hat eine stumpfe Spitze, an welcher sich ein Theilstück des Zwischenkörpers befindet. In der rechten Zelle liegt der Kern ganz am Rande, so, dass er in unmittelbarer Berührung mit dem betreffenden Theilstück steht. Beide Hälften stehen durch einen Faden mit einander in Verbindung. Wahrscheinlich

wurden die beiden Zellen, nach der Theilung des Zellleibes, durch irgend eine äußere Druckwirkung aus einander gerissen. Hierbei zog sich die mittlere Partie des Zwischenkörpers in einen Faden aus. Dieses Bild bietet einen neuen Beleg für den Widerstand, den der FLEMMING'sche Körper der Zelltheilung entgegensetzt, sowie für seine zähe Konsistenz.

Oft findet man auf einem großen Komplex ruhender Obeliazellen, auf, oder in der Nähe der Membran kleine dunkel gefärbte Körperchen liegen, welche wahrscheinlich die letzten Reste der FLEMMING-schen Zwischenkörper repräsentiren, die hier, wie es schon FLEMMING angedeutet hat, allmählich zurückgebildet werden. Sind die Zellen jedoch nicht noch durch einige Spindelfäden mit einander verbunden, so lässt sich nicht scharf beweisen, ob man es mit Zwischenkörpern oder mit irgend welchen dort zufällig liegenden Partikelchen zu thun hat; die Färbung bietet eben in keinerlei Hinsicht ein genügendes Kriterium zur Erkennung dieser Thatsache.

Für jedes der angeführten Stadien könnte ich zahlreiche Bilder geben; doch beschränke ich mich auf diese geringe Auswahl, da die erwähnten Verhältnisse bei Limax und den Knochenfischen weit deutlicher als bei Obelia zum Ausdruck kommen.

Zellplatten bei Limax maximus.

War Obelia wegen der Kleinheit ihrer Zellen ein für das Studium der Zellplatten ziemlich ungeeignetes Objekt, so leisten die Limaxzellen in dieser Beziehung Vorzügliches. Sie sind zwar nicht übermäßig umfangreich (die Bilder sind bei verschiedener Vergrößerung entworfen), doch zeichnen sich die Theilungsfiguren durch große Klarheit und die Zellplattenelemente durch außerordentliche Stärke aus. Während bei Obelia die Theilung ohne Zellplatten (wenngleich auch mit einem Zwischenkörper, der indessen keinen Antheil an diesem Vorgang nimmt) die Regel bildet, so sind bei Limax Theilungsfiguren ohne, wenn auch kleine Zellplatten nicht sehr häufig, doch fällt es immerhin nicht schwer, Bilder wie Fig. 19 aufzufinden. Dass hier nicht noch nachträglich eine Zellplattenbildung aufgetreten wäre, wenn der Theilungsvorgang seinen weiteren Verlauf genommen hätte, leuchtet ein. Die Einschnürung der Mutterzelle ist beiderseits schon sehr weit fortgeschritten, so, dass nur eine relativ schmale Protoplasmabrücke übrig bleibt. Die Chromosome sind zum Theil noch zu erkennen, haben jedoch schon keine scharfe

Grenze mehr und beginnen mit einander zu verschmelzen. Die Verbindungsfäden kennzeichnen sich als ein verwaschenes Band, in dem sich noch hier und da eine Fibrille unterscheiden lässt.

Obgleich Zellplatten von ziemlicher Ausdehnung bei Limax eine gewöhnliche Erscheinung sind, so geschieht doch ihre Anlage kaum jemals ohne Zuhilfenahme einer, wenn auch geringen Einschnürung. Ich will damit nicht sagen, dass nicht auch Bilder mit kompletter Zellplatte aufzufinden seien; indessen müssen dieselben sehr selten sein, da ich nur ausnahmsweise solche antraf. Wie bei Obelia findet man auch bei Limax alle Übergangsstadien vom kleinsten FLEMMING'schen Körper, bis zur fast vollkommenen Zellplatte. Hier lässt sich in der That ein bei einem gewissen Gewebe konstantes Auftreten eines bestimmten Zellplattenrudiments, nämlich des Zwischenkörpers, nachweisen; doch davon später. Die gewöhnliche Form, wie sich bei Limax die Zellplatte präsentirt, ist in Fig. 21 gegeben. Noch auffälliger als bei Obelia tritt uns hier die bedeutende Größendifferenz zwischen den Elementen der Spindelplatte und denjenigen der Cytoplasmaplatte entgegen. Die Spindel ist noch im Diasterstadium, obgleich die Chromosome schon Anstalt machen in eine einheitliche Masse zusammenzubacken. Die Elemente der Spindelplatte sind bereits mit einander verschmolzen, doch erkennt man noch deutlich ihre körnige Natur; eben so ist dies bei der Cytoplasmaplatte der Fall, die sich indessen nur nach der einen Seite zu erstreckt. Bei genauem Zusehen hat man jedoch den Eindruck, dass sie sich auf der der Spindel am meisten genäherten Seite gespalten hat. Die beiden Spindeltheile sind hier gegen die Theilungsebene in einem stumpfen Winkel geneigt. Dies lässt sich auf zweierlei Weise erklären. Entweder haben die Tochterplatten eine seitliche Schwenkung gemacht, während der mittlere Theil der Spindel an Ort und Stelle geblieben ist; etwa weil zu jener Zeit Spindel und Cytoplasmaplatte bereits angelegt und in der Zelle in gewisser Weise fixirt waren, oder — und das ist das Wahrscheinlichste — weil die Verbindungsfäden ein nachträgliches Längenwachsthum erhielten, so dass sie sich, weil die Tochterplatten ihnen Widerstand entgegensetzten, seitlich ausbuchten mussten. Diese Erscheinung ist ja vielfach beobachtet worden, so sucht z. B. DRÜNER durch die Stemmwirkung der auswachsenden Verbindungsfäden das Auseinanderweichen der Tochterzellen herzuleiten.

Auch CARNOY hat dieser Erscheinung seine Aufmerksamkeit geschenkt; in Fig. 44 Tafel II seiner »Cytodiérèse chez les Arthro-

podes« giebt er die Abbildung einer Theilungsfigur, wo das Längenwachsthum der Verbindungsfäden so ungeheuer ist, dass die Centralspindel einen vollständigen Ring beschreibt. Etwa in der Hälfte der Spindel sind die Fibrillen zu einer Spindelplatte verdickt. Für die Vermuthung, dass wir es in Fig. 21 Taf. XX mit einem etwaigen Längenwachsthum der Verbindungsfäden zu thun haben, spricht auch die Lage der Halbspindeln. Ihre einzelnen Elemente sind zwar schon ziemlich verschwommen geworden, doch kann man noch deutlich die Kegel erkennen, deren Achsen etwa senkrecht zu der Zellplatte stehen.

Fast immer setzt das spitze Ende der Einschnürung direkt auf das Ende der Zellplatte an, so dass bei einer Theilung letzterer die beiden Theilplatten in den freien Rand der Mutterzelle übergehen. Anders freilich ist es, wenn sich zwei Zellplatten wie in Fig. 22 Taf. XX gebildet haben. Eine solche Erscheinung ist als Missbildung anzusehen. Ich habe sie nichtsdestoweniger zwei bis dreimal beobachtet. Die Einschnürung scheint dann zu zögern; es sieht aus, als sei sie unschlüssig, an welcher Zellplatte sie zuerst ansetzen solle. Die ganze Zelle hat sich biskuitförmig verengt; aber schon ist eine Andeutung dafür vorhanden, wie eine Trennung der Tochterzellen zu Stande kommen wird. Zwischen den beiden halbkreisförmigen Zellplatten ist das Protoplasma bereits heller geworden und nur gegen die Ecken des trapezförmigen Zwischenraumes zu finden sich noch größere körnige Ansammlungen. Wahrscheinlich wäre später eine, dem bei der Zellplattenbifurkation entstehenden Vorgang analoge Erscheinung eingetreten. Das Protoplasma zwischen den beiden Zellplatten wäre degenerirt und hätte zwei Tochterzellen frei gelassen, deren inneren Rand die Zellplatten gebildet hätten.

Auch bei Limax ist das Auftreten einer Cytoplasmaplatte streng an das Vorhandensein einer Spindelplatte gebunden. Nur beobachtete ich hier öfters, dass die Spindelplatte, trotz einer wohl ausgebildeten Cytoplasmaplatte eine sehr geringe seitliche Ausdehnung besaß, wie dies Fig. 23 u. 24 Taf. XX zeigen; vielleicht ist auch Fig. 25 hierher zu rechnen. Betrachten wir zuerst Fig. 23. Wir haben es mit einem sehr späten Stadium zu thun. Die Kerne sind schon fast vollständig regenerirt; es haben sich sogar schon Nucleolen gebildet. Es ist eine eigenthümliche Erscheinung der Zellen von Limax, dass sich oft schon, noch ehe die Chromatinschleifen ganz zerfallen sind, Nucleolen regenerirt haben, die dann immer von einem hellen Hofe

umgeben sind. Die Halbspindeln sind bereits vollständig zerfallen und nur noch als dunkle Schatten angedeutet. Hingegen sind die Verbindungsfäden noch ziemlich gut erhalten. Die Cytoplasmaplatte stellt eine kompakte, körnige Linie dar, die Spindelplatte hingegen ein im Schnitt längliches Gebilde von bedeutender Höhe. Von ihr aus strahlen die Spindelfibrillen in Gestalt zweier Kegel nach den Kernen. Wie konnte sich nun dieser Doppelkonus ausbilden, da doch eine Cytoplasmaplatte vorhanden ist, die eine Zusammenfassung der Verbindungsfäden durch eine Zelleinschnürung ausschließt? Ich muss gestehen, dass mir dieser Vorgang nicht recht klar ist. Es hat zwar den Anschein, als hätte die Cytoplasmaplatte auf die Verbindungsfäden in ihrem ganzen Umkreise einen Druck ausgeübt, so dass die einzelnen Elemente mit einander verschmolzen wären, eben so in Fig. 24 u. 25; wie jedoch dieser Druck von der Cytoplasmaplatte auf die Spindelplatte ausgeübt werden konnte, weiß ich mir leider nicht zu erklären. Da der FLEMMING'sche Körper ja nichts weiter ist, als eine rudimentäre Spindelplatte, so haben wir in den erwähnten Fällen so zu sagen die Kombination eines Zwischenkörpers mit einer Cytoplasmaplatte.

Was nun die Entstehung der Spindelplatte anbelangt, so bin ich in der Lage, nähere Auskunft darüber geben zu können. Zu diesbezüglichen Studien eignen sich vor Allem die rudimentären Platten. Hier sind die Elemente nicht so dicht gelagert, wie bei einer vollständigen Spindelplatte und erlauben desshalb eher einen Einblick in ihre Bildungsweise. So gelang es mir festzustellen, dass die Spindelplatte durch Verschmelzung knötchenartiger Differenzirungen im Äquator der Verbindungsfäden zu Stande kommt, zum Unterschied von der Cytoplasmaplatte, deren Elemente frei im Protoplasma entstehen; somit haben wir hier genau denselben Vorgang wie bei den Pflanzenzellen. STRASBURGER hat beobachtet, dass namentlich dort die Anschwellungen der Verbindungsfäden bedeutendere Dimensionen erlangen, wo letztere durch größere Zwischenräume von einander getrennt werden. Die Dermatosomen verdicken sich hier so lange, bis sie sich berühren und mit einander verschmelzen können. Auf genau dieselbe Ursache sind wohl auch die bedeutenden Verdickungen zurückzuführen, die man manchmal in Verbindungsfäden von Limaxzellen während des Diasterstadiums beobachten kann. Oft treten nur ganz wenige (drei bis sechs) solcher Verdickungen auf (Fig. 27, Fig. 28, Fig. 18, Fig. 29, Taf. XX), dann ist freilich jede Verdickung umsonst, da die Knötchen zu weit von einander entfernt sind, um

sich erreichen zu können[1]. Diese Anschwellungen besitzen Anfangs spindelförmige Gestalt und haben dasselbe geringe Färbungsvermögen wie das Achromatin der Verbindungsfäden; erst später nehmen sie die Färbbarkeit einer gewöhnlichen Zellplatte an. (Auch hier haben wir also eine Übereinstimmung mit den pflanzlichen Vorgängen.) Niemals sah ich bei Limax der Knötchenbildung ein Stadium vorausgehen, wo sich die Fibrillen durch mikrosomalen Bau auszeichneten. Kommen die Knötchen wegen zu geringer Zahl und zu weiter Entfernung von einander nicht zur Verschmelzung, so können sie in diesem Zustande ungewöhnlich lange Zeit persistiren, wie z. B. in Fig. 28. In manchen Fällen erfolgt die Vereinigung dieser Gebilde doch noch und dann regelmäßig durch eine scharfe Einschnürung, welche die Fibrillen vor sich her treibt; das Resultat ist dann ein kleiner FLEMMING'scher Körper. Dieser Vorgang lässt sich deutlich aus Fig. 18 Taf. XX ersehen[2], wo drei spindelförmige Körperchen durch eine solche Theilfurche zur Vereinigung gebracht werden. Eben so blass, wie in Fig. 18, sind die Knötchen auch in Fig. 29, wo zwar die Einschnürung rings um die Zelle schon weit fortgeschritten, die Spindel aber selbst noch intakt ist. Auf einer späteren Entwicklungsstufe färben sich die Körperchen schon intensiver; auch nehmen sie dann eine mehr rundliche Gestalt an. Freilich giebt es auch Fälle, in denen die Spindelform bis zur Zelltrennung beibehalten wird. In Fig. 27 u. 28 haben die Spindelverdickungen dieselbe Färbbarkeit wie die Zellplatte.

Leider sah ich nicht, ob die chemische Umwandlung der Spindelplattenelemente wie bei den Pflanzen durch Imbibition mit irgend einer Substanz hervorgerufen wird, die sich in jener Zeit in der Gegend ersterer ansammelt oder auf irgend eine andere Weise. In Fig. 25 Taf. XX sind die spindelartigen Verdickungen der Verbindungsfäden mit einander verschmolzen, ohne vorher in runde Körnchen überzugehen.

Die interessantesten Bilder sind zweifellos Fig. 27 und 28, Taf. XX. In Fig. 27[3] ist eine Cytoplasmaplatte angelegt, deren Elemente sich

[1] Indessen können sie später noch durch die Einschnürungsfurche zur Vereinigung gebracht werden, wenn dieselbe die Spindelfibrillen vor sich hertreibt — vorausgesetzt, dass die Verdickungen noch nicht erhärtet sind.

[2] Hier haben wir auch ein typisches Beispiel für den schon oben erwähnten Fall, dass die Ränder einer scharfen Einschnürung durch ihre Aufeinanderlagerung eine Zellplatte vortäuschen können.

[3] Diese Verhältnisse treten hier leider lange nicht mit der Schärfe der Originalzeichnung hervor.

zwischen die spindelartigen Verdickungen der Verbindungsfäden einschieben. An ihren äußeren Rand setzt sich direkt die Einschnürung an. Die Zelle ist zwar sehr dunkel gefärbt und ganz von einem körnigen Protoplasma erfüllt, die Mittelzone — worauf es hier ja allein ankommt — ist jedoch gerade hell, so dass man die Details ausgezeichnet erkennen kann. In Fig. 28 ist die Cytoplasmaplatte aus einander gesprengt worden. Die Verbindungsfäden blieben hierbei unverletzt, da ihre Verdickungen noch nicht zu einer Platte verschmolzen waren, als die Theilung des Zellleibes schon begonnen hatte. Sie haben sich also verhalten wie undifferenzirte Fibrillen. Oft sieht man ja, dass, obgleich zwei Schwesterzellen schon weit aus einander gerückt sind, sie dennoch noch durch den Rest der Centralspindel mit einander in Verbindung stehen. Auch Fig. 26 kann für das zuletzt Erwähnte als Beleg dienen.

Hatte nun die Zellplatte in ihrer zweifachen Form bei den Thieren ehemals eine funktionelle Bedeutung, so bestand die Aufgabe der Cytoplasmaplatte unzweifelhaft darin, den Zellleib, diejenige der Spindelplatte, die Verbindungsfäden zu theilen[1].

Es ist hier darauf hinzuweisen, dass schon v. KOSTANECKI eine ähnliche Vermuthung, jedoch in Bezug auf die Pflanzenzelle ausgesprochen hat.

Er sagt: »Wenn ich aber trotzdem behaupte, dass die Homologie (nämlich des FLEMMING'schen Körpers) mit den Vorgängen bei Pflanzenzellen wirklich vorhanden sei, so geschieht dies aus dem Grunde, weil ich mich der Vermuthung nicht erwehren kann, ob nicht in pflanzlichen Zellen zwei parallel neben einander verlaufende Processe zu einem zusammengefasst worden sind, nämlich eine äquatoriale Differenzirung der Centralspindelfasern zum Zwecke ihrer Halbirung und eine eigentliche Zellplattenbildung zum Zwecke der Scheidewandbildung, die bei thierischen Zellen gar nicht vertreten ist, wodurch der erste desto deutlicher und unverhüllter zu Tage tritt.«

Letzteres gilt jedoch nur im Allgemeinen; da ja, wie ich schon im historischen Theil erwähnt habe, CARNOY und andere Autoren genügend Fälle anführen, wo gelegentlich aus Zellplatten im Thierreich

---

[1] Es ist sehr leicht möglich, dass auch heute noch thierische Gewebe existiren, bei denen die Zelltheilung stets mit Hilfe vollständiger Zellplatten von zweifacher Konstitution und durch den oben erwähnten Theilungsmodus von statten geht.

regelrechte Theilungsmembranen hervorgehen. Auch die vorliegenden Blätter bieten ja Beispiele hierfür[1].

Wurde nun auch, so viel ich weiß, bis jetzt noch nicht bei Pflanzenzellen auf den Zweck einer zweifachen Differenzirung der Zellplatte hingewiesen, so ist ihre doppelte Konstitution doch schon lange von STRASBURGER erkannt worden. Die Spindelplatte der Pflanzen entsteht durch Verdickungen der primären Verbindungsfäden; die Cytoplasmaplatte aus den sekundären Verbindungsfäden, die innerhalb ersterer und vom Rande derselben fortwachsend eingeschaltet werden. Die sekundären Verbindungsfäden brauchen indessen nicht einmal die Größe der primären Verbindungsfäden zu besitzen; im extremen Falle sind sie sogar auf die geringe Länge der Dermatosomen reducirt.

Etwa ein Dutzend Mal beobachtete ich bei Limax die Bifurkation der Zellplatte. In Fig. 24 und 25 Taf. XX gebe ich hiervon zwei Bilder; sie stellen etwa gleiche Stadien dar. Nur ist es in Fig. 25 nicht zur Bildung einer typischen Spindelplatte gekommen. Die Verdickungen der Verbindungsfäden haben noch spindelförmige Gestalt und sind nicht vollständig mit einander verschmolzen. Hingegen haben die in Bifurkation befindlichen Cytoplasmaplatten ein fast homogenes Aussehen. Die Verbindungsfibrillen sind bereits im Begriff zu verschwinden. Zum Theil haben sie sich von den Kernen losgelöst, welche letzteren schon fast vollständig regenerirt sind. Jeder Kern zeichnet sich durch einen dunkel gefärbten Nucleolus mit hellem Hofe aus. Die Trennung der Zellen wird hier wohl auf

[1] Neuerdings hat v. KOSTANECKI eine Arbeit publicirt, welche hier erörtert werden müsste, die ich indessen nicht berücksichtigen konnte, da sie erst erschien, nachdem die vorliegenden Untersuchungen schon niedergeschrieben waren (siehe Nachtrag). Er beschreibt hierin die Zellplatten in sich furchenden Ascariseiern und giebt zugleich eine höchst geistvolle Theorie ihrer Entstehung. Ich bin darüber etwas im Zweifel, ob diese Differenzirungsschichten dem zu vergleichen sind, was CARNOY bei den Arthropoden und ich als Cytoplasmaplatten beschrieben haben, da trotz Allem ein FLEMMING'scher Körper vorhanden ist, dessen Auftreten zeitlich in keiner Weise an das erwähnte Gebilde gebunden zu sein scheint. Ich habe übrigens diese äquatoriale Differenzirungsschichten auch in den Blastomeren sich furchender Seeigeleier gesehen. Möglichenfalls ist der Theilungsmodus durch sie der einzige bei allen Furchungszellen; alsdann wird er von den späteren Zellen jedoch nicht mehr beibehalten, denn nun spielt die Einschnürung bei der Theilung die Hauptrolle. — Ist dies in der That der Fall, so wäre es möglich, dass die einzelnen Zellgenerationen vom Ei aufwärts bis zum ausgebildeten Thier eine mehr oder weniger vollständige Geschichte der Rückbildung der Zellplatte darstellten.

dieselbe Weise von statten gehen, wie CARNOY sie für die Arthropodenzellen mit Bifurkation beschrieben hat:

Das außerhalb der Bifurkationsränder liegende Protoplasma wird degeneriren, die Zellplatte sich aber spalten. Von einem Einreißen der Muttermembran ist hier keine Rede. Wir haben es bei den Limaxzellen nicht mit wirklichen Membranen, sondern höchstens mit einer etwas festeren Grenzschicht zu thun.

Eine häufige Erscheinung in den Limaxzellen ist der FLEMMING'sche Körper. Er tritt fast immer in sehr späten Stadien auf; da die wenigen, öfters weit aus einander liegenden Körnchen der Verbindungsfäden vorher durch die Einschnürung zusammengedrängt werden müssen[1]. Es lassen sich hierbei, wie bei Obelia, alle nur erdenklichen Abstufungen in Bezug auf Höhe und Breite des Körpers finden. Öfters bildet er eine Walze, die mit ihrer Längsrichtung etwa senkrecht zur Richtung der Theilungsebene steht. — In diesem Falle kommen nur wenige, längliche Anschwellungen der Fibrillen zur Verschmelzung (Fig. 23, Taf. XX); oder er bildet eine Walze, deren Höhe geringer ist als ihr Durchmesser (Fig. 31, Taf. XX, Fig. 36, 37, Taf. XXI); oder endlich, er ist sehr klein und unregelmäßig und wurde dann nur aus wenigen geringen Anschwellungen gebildet. Stets konvergiren nach ihm die doppelkegelartig angeordneten Verbindungsfäden. In Fig. 36 besitzt der Zwischenkörper die Form einer dicken Platte. Die Einschnürung der Mutterzelle verläuft in zwei weiten flachen Bogen, die auch in diesem fortgeschrittenen Stadium nicht direkt an den Fadenkomplex ansetzen. Wahrscheinlich kam die Verschmelzung der Knötchen dadurch zu Stande, dass die Einschnürung das Zellplasma vor sich hertrieb, welches die Fibrillen gegen einander schob. Letztere zeigen die Tendenz auch dort, wo keine Anschwellung vorhanden ist, in einander zu fließen. Zu beiden Seiten des Zwischenkörpers lagern sich schon zwei umfangreiche Massen, die durch Verschmelzung der unteren Theile der Verbindungsfäden gebildet wurden. Solcher Herkunft sind wohl auch die rundlichen Körper, die manchmal in der Centralspindel gegen das Ende der Diasterphasen auftauchen (man vergleiche LUSTIG und GALEOTTI, Taf. XI, Fig. 19, sowie PRENANT, Fig. 25).

Am häufigsten tritt der FLEMMING'sche Körper wohl bei Mesenchymzellen auf. Indessen finden sich auch hier oft gut ausgebildete

[1] Ich spreche hier natürlich von echten FLEMMING'schen Körpern, wo selbst nicht das Rudiment einer Cytoplasmaplatte nachzuweisen ist.

Cytoplasmaplatten. Es mag sein, dass sich der Zwischenkörper in den anderen Geweben nicht weniger oft ausbildet; in den Mesenchymzellen bleibt er indessen schon desshalb länger sichtbar, weil sich hier die Zellen durch ganz flache Einschnürungen theilen und lange Zeit, manche wohl immer, auf diese Weise mit einander in Verbindung bleiben.

So findet man denn häufig Bilder wie Fig. 35, Taf. XX. Hier stehen zwei ruhende Zellen, zweifellos Schwesterzellen, durch eine Protoplasmabrücke mit einander in Verbindung. In der Mitte letzterer liegt in einem kleinen Spindelrest ein FLEMMING'sches Körperchen.

Fig. 37, Taf. XXI zeigt ein ähnliches Bild, ebenfalls bei zwei Mesenchymzellen, nur haben sich hier die Kerne noch nicht vollständig regenerirt. Nicht immer braucht sich indessen eine Mesenchymzelle bei der Theilung in der Äquatorialzone zu einer langen dünnen Protoplasmabrücke auszuziehen. Dies ersieht man aus Fig. 31 und 34, Taf. XX. Hier erfolgt dann eine Trennung der Zellen, falls sich der Zwischenkörper spaltet; dass die Vereinigung zwei solcher Zellen aber recht lange anhalten kann, zeigt die vollständig ruhende Form derselben.

Fragt man sich nun, ob die Zellplatten (bezw. deren Rudimente) bei Limax irgend eine funktionelle Bedeutung haben, so kann man darauf mit ja und nein antworten. Versteht man unter der funktionellen Bedeutung der Zellplatten eine sich stets gleich bleibende für irgend einen Vorgang bedeutungsvolle Wirkung derselben, so kann man wohl die Frage mit nein beantworten. Das äußerst variable Auftreten dieses Gebildes, sowie die Thatsache, dass geringfügige äußere Momente seine Ausbildung außerordentlich beeinflussen können, lassen diese Annahme ja von vorn herein ausgeschlossen sein. Die Auffassung v. KOSTANECKI's der funktionellen Bedeutung des Zwischenkörpers für einzelne Objekte scheint mir desshalb schon aus diesem Grunde nicht richtig zu sein. Ich werde auf diesen Punkt später ausführlich zurückzukommen haben. Versteht man jedoch unter funktioneller Bedeutung der Zellplattenrudimente die Verrichtung einer Aufgabe im gegebenen einzelnen Falle, so kann man den letzteren häufig dieselbe nicht absprechen. Wir wollen zunächst nachsehen, was denn schließlich aus den größeren Zellplattenrudimenten wird.

Fig. 38 zeigt zwei Schwesterzellen, die sich eben von einander abgeschnürt haben. Seitlich von den Kernanlagen liegt je ein Theilstück der gespaltenen Zellplatte, deren Elemente trotzdem noch nicht

mit einander verschmolzen sind. Die Einschnürungslinien setzen beiderseits direkt an die Theilränder der Zellplatte an. Seltsam erscheint es, dass die fast vollständig regenerirten Kerne in gar keiner Beziehung zu dem Spindelrest zu stehen scheinen. Mögen dieselben auch nach ihrer Neubildung aus den Tochterplatten eine Umlagerung erfahren haben, so können sie doch nicht vorher oberhalb der Spindelplatte gelegen haben, da hierzu der Raum gemangelt hätte. Wahrscheinlich wirkten bei der Verlagerung der Spindelplatte an den Rand der Zelle zwei Faktoren zusammen. Einmal ein übermäßiges Auswachsen der Verbindungsfäden während der Diasterphase, sodann eine Verschiebung letzterer durch die im Anfang einseitig auftretende Einschnürungsrinne.

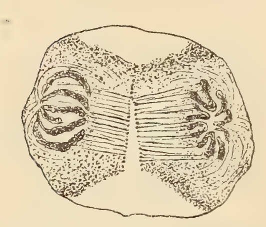
Hier muss der Zellplatte eine gewisse funktionelle Bedeutung zugeschrieben werden, indem ihre Spaltung zugleich auch eine Durchtrennung des Spindelrestes bewirkte. Dass die Verbindungsfäden sich oft der Zelltheilung hindernd in den Weg stellen, so dass ihre Fibrillen, lange nachdem der Leib der beiden Tochterzellen bereits von einander getrennt ist, dieselben noch an einander fesseln, kann man gar häufig beobachten. Auch Fig. 28, Taf. XX kann hierfür als Beleg dienen. Als Theilungsmembran hat das kleine Stück Zellplatte wohl keine Bedeutung[1]. Von einer Membran im Sinne wie bei den Pflanzen oder den Tentakelentodermzellen der Hydroiden lässt sich ja bei Limax überhaupt nicht sprechen. Auf einige Ausnahmen komme ich nachher zurück. In Fällen, wie den vorgeführten, werden die Elemente der Zellplatte später resorbirt, ohne vorher zu einem Ganzen zu verschmelzen. Dies geschieht oft sehr rasch, so dass man zwischen zwei klaffenden Zellen, die zweifellos durch Aufspringen einer Zellplatte getheilt wurden, nur dort, wo sie noch mit einander in Verbindung stehen, und in ihrer nächsten Nähe, einen Rest der letzteren erkennen kann. Wahrscheinlich verhält es sich ähnlich in Fig. 39, Taf. XXI. Vielfach mögen desshalb auch Bilder vorgetäuscht werden, wo anscheinend eine Theilung durch Kombination einer Einschnürung mit einer Zellplatte von statten geht, wo aber in der That eine vollständige Zellplatte angelegt wurde.

Auch mögen Spindelplatten vielfach nur desshalb häufiger als ihre Kombinationen mit Cytoplasmaplatten auftreten, weil die be-

[1] Abgesehen davon, dass eine Spindelplatte erst in zweiter Linie als Vorbildnerin einer Theilungsmembran in Betracht kommt. — Ihre vornehmliche Funktion besteht ja, wie ich oben erwähnte, in der Durchtrennung der Verbindungsfäden.

deutendere Größe ihrer Elemente zugleich ein langsameres Verschwinden bedingen. Thatsache bleibt es indessen, dass sich die Zellplatte nur in den wenigsten Fällen in eine Membran umwandelt. Meist theilt sie sich noch ehe ihre einzelnen Elemente zu einer homogenen Masse verschmolzen sind. Oft besitzen sogar nicht einmal alle Fibrillen Verdickungen, oder wie soll man sonst Fig. 26, Taf. XX verstehen?

Hier ist eine nahezu vollständige Zellplatte angelegt worden. Leider ist die obere Zelle nicht ganz auf dem Schnitte vorhanden. Die beiden Plattenhälften klaffen weit aus einander; zwischen sie setzt sich jedoch ein Theil der Fasern fort. Ob hier ausnahmsweise keine Spindelplatte angelegt wurde, wage ich nicht zu entscheiden; sollte es jedoch der Fall sein, so spräche dies sehr für die Funktionen, welche ich den beiden Konstituenten der Zellplatte zuschreibe. Das Bild entspricht etwa der Fig. 33, Taf. II in CARNOY's Arbeit »La Cytodiérèse chez les Arthropodes«. Die Figur ist in so fern der meinigen nicht ganz ähnlich, als sich zu beiden Seiten der Tochterzellen große Vacuolen befinden. CARNOY sagt hierbei zur Erklärung Folgendes:


Textfig. 6 (nach CARNOY).

»Pour nous, nous les (les figures) considérons comme l'expression d'un processus normal dont la turgescence serait le principal facteur. Il est à remarquer, en effet que nous n'avons observé ces sortes de clivages que dans les cellules gorgées d'eau et creusées de grandes vacuoles.«

Dies ist nun für die Limaxzellen durchaus nicht allgemein gültig. Dass eine größere Turgescenz das Aufspringen der Zellplatten begünstigt, steht für mich ebenfalls fest. Vacuolisirte und stark mit Flüssigkeit durchtränkte Zellen sind auch bei Limax keine Seltenheit; indessen lassen doch die meisten Zellen mit gespaltenen Zellplatten gar nichts von diesen Verhältnissen erkennen. Zufällig gehört gerade das eben citirte schöne Beispiel (Fig. 26) zu diesen von CARNOY erwähnten Zellen. Die obere Theilzelle scheint nämlich an ihrem äußeren Abschnitt ziemlich von Flüssigkeit durchdrungen zu sein; eine Spaltung durch Turgescenz ist hier also nicht ausgeschlossen. In weitaus den meisten Fällen wird jedoch die Spaltung durch den Druck der Einschnürungsfurche bewirkt. Mit welcher Gewalt dieselbe, namentlich, wenn sie im spitzen Winkel ansetzt, vor sich

geht, kann man ja recht gut an dem schon mehrfach erwähnten Vorsichherschieben der Verbindungsfäden erkennen. Ich bin eigentlich erstaunt, dass CARNOY in seinen vielen Präparaten nur etwa achtmal den Vorgang des Aufspringens der Zellplatte beobachten konnte. Bei Limax ist dies der gewöhnliche Theilungsmodus, sobald größere Zellplattenrudimente auftreten.

Den Fall, dass bei einer Theilung der Zellplatte die Verbindungsfäden ungetrennt bleiben, habe ich noch mehrmals beobachtet. In Fig. 40 und 42 Taf. XXI haben wir ähnliche Bilder, wie in Fig. 26. Dass beide Zellen vollständig getheilt sind, ersieht man aus dem protoplasmalosen weißen Streifen, der sich zwischen beiden hinzieht. Auch hier hat sich beide Male die Zellplatte getheilt, ehe ihre Elemente mit einander verschmolzen waren. In den eben erwähnten drei Beispielen hat also namentlich die Zellplatte die Theilung des Zellleibes bewerkstelligt. Es ist möglich, dass aus den kleinen Theilungsstücken der Zellplatte nachträglich noch, indem sie mit einander verschmelzen, Membranen werden. Obgleich ich diesen Fall nie beobachtet habe, will ich ihn nicht bestreiten. Manchmal lässt die Zelltheilung nicht nur kleine Zellplattenelemente, sondern auch größere vollständig unberührt. Sehr interessant ist in dieser Beziehung Fig. 43. Hier ist zwar eine Spindelplatte angelegt, die Theilung der Zelle, die schon vollständig ausgeführt ist, hat jedoch ihren Weg nicht über letztere genommen, sondern hat sich zu beiden Seiten über sie weg erstreckt. Es macht dies den Eindruck, als hätte die Theilungsfurche die einzelnen Elemente der Platte, die hier freilich ungewöhnlich groß sind, nicht überwinden können. Hier haben wir also einen Fall, wo eine Zellplatte zwar angelegt wird, jedoch ohne Funktion bleibt.

In nicht sehr häufigen Fällen kommt es vor, dass sich aus einer Zellplatte eine typische, doppelt kontourirte Theilungsmembran ausbildet. So vornehmlich bei einer Zellplattenbifurkation, wie ich sie in Fig. 24 und 25 Taf. XX beschrieben habe.

Je größer eine Zellplatte ist, desto mehr Chance hat sie in eine Membran verwandelt zu werden. Eine vollständige Zellplatte ist wohl der günstigste Fall, weil alsdann keine Einschnürung eine vorzeitige Spaltung hervorrufen kann. Hierin stimme ich vollständig mit CARNOY überein. Dieser Forscher fand, dass stets aus Zellplatten, die sich durch die ganze Zelle zogen, Theilungsmembranen hervorgingen. Nächstdem sind zur Ausbildung typischer Theilungsmembranen solche Zellen geeignet, bei denen die Einschnürungsfurche

im flachen Bogen ansetzt, z. B. Fig. 20; weniger gut ist dies Verhalten in Fig. 41 ausgeprägt. Die Einschnürung vermittels einer flachen Furche geht nämlich niemals so schnell vor sich, als diejenige, welche im scharfen Winkel ansetzt, weil erstere keinen bestimmten Angriffspunkt, sondern deren viele hat. Die Bewegung einer Theilfurche kann überdies nicht unbeschränkte Zeit hindurch fortbestehen, sondern wahrscheinlich nur so lange, als die achromatischen Fäden nicht zurückgebildet sind (weil dieselben ja, nach neueren Forschungen, geradezu die Urheber der Zelltheilung sind), so liegt in der Verzögerung der Einschnürung zugleich das Moment zu ihrem Unvollständigbleiben; sie kann also nicht mehr durch ihr Vordringen dem allmählichen Umwandlungsprocess der Zellplatte in eine Membran Einhalt thun.

Eben so wie die größeren Zellplattenrudimente werden auch die FLEMMING'schen Körper schließlich der Resorption unterworfen. Es gilt hier dasselbe, was ich schon von den Hydroidenzellen gesagt habe und was auch schon FLEMMING angiebt: Lange Zeit verharren sie in der Theilungsgrenze der beiden Schwesterzellen. In einzelnen Fällen theilen sie sich; für gewöhnlich jedoch nicht. Öfters liegt ein Zwischenkörper, gleichsam in eine helle Nische eingeschlossen (Fig. 32 Taf. XX). (LUSTIG und GALEOTTI geben ganz ähnliche Bilder.) Wie lange die Zwischenkörper noch sichtbar sein können, lässt sich schwer sagen; jedenfalls persistiren sie oft noch geraume Zeit nach der Zelltheilung, bis sie allmählich immer blässer und kleiner werden und schließlich ganz verschwinden.

Zellplatten bei Lachs und Forelle.

Indem VON KOSTANECKI für eine Reihe von Wirbelthieren die Kontraktion der Centralspindelfäden und die Theilung des FLEMMING'schen Zwischenkörpers als Norm aufstellt, — worauf ich in einem letzten Abschnitt zurückkommen werde — nimmt er stillschweigend an, dass letzterer hier das einzige und immer in gleicher Form auftretende Zellplattenrudiment repräsentire. Dies wäre sehr seltsam, da doch, wie viele andere Forscher vor ihm beobachteten, dieses Gebilde in äußerst wechselnder Gestalt und Größe in den Zellen der Wirbellosen auftreten kann.

Man könnte indessen glauben, dass der FLEMMING'sche Körper vielleicht bei Wirbelthieren in konstanter rudimentärer Form auftritt; dies ist jedoch keineswegs der Fall. Nebenstehend (Textfig. 7) gebe ich die Reproduktion eines Bildes der REINKE'schen Arbeit:

»Zellstudien«. Der Autor zeichnet uns hier das Theilungsstadium eines Leukocyten aus dem Bauchfelle der Salamanderlarve. Hier wurde zweifellos eine typische, gut ausgebildete Zellplatte angelegt, die sich in eine Membran von außergewöhnlicher Dicke verwandelt hat. Die Theilung scheint durch Spaltung derselben vor sich zu gehen. Eine ähnliche Zellplatte giebt er in Fig. 18, Taf. XXIII seiner Arbeit. Er sagt hiervon: »Eine ebensolche (Zellplatte) zeigt Fig. 18, wie ich sie öfter fand neben multiplen und einfachen Zwischenkörperchen, so dass ich der Ansicht FLEMMING's, dass letztere rudimentäre Zellplatten seien, durchaus zustimme.«



Textfig. 7 (nach REINKE).

Wie sich nach dem Vorhergehenden erwarten lässt, fand auch ich in den von mir untersuchten Zellen von Wirbelthierembryonen (Lachs und Forelle) nicht nur FLEMMING'sche Zwischenkörperchen, sondern auch gut ausgebildete Cytoplasmaplatten. Ich bilde hiervon nur zwei typische Beispiele ab (Fig. 51 und 52, Taf. XXI), da wir ja das Wesentliche schon bei den Hydroiden (Obelia) gesehen haben. Freilich kommen größere Cytoplasmaplatten hier bei Weitem nicht so häufig vor, wie bei Limax. Im Gegentheil, sie bilden sogar eine ziemliche Seltenheit.

In Fig. 51 sehen wir wieder eine große typische Cytoplasmaplatte mit einer rudimentären Spindelplatte. Letztere ist sehr klein. Ihre etwas größeren und dunkler gefärbten Elemente heben sich jedoch scharf von dem im Cytoplasma verlaufenden Theil der Platte ab. Nach beiden Seiten setzt eine nicht zu umfangreiche Einschnürung direkt an die Zellplatte an. Leider lässt sich nicht entscheiden, ob die etwas dunkler gefärbten oberen rechten Einschnürungsränder schon einen Theil der Cytoplasmaplatte in sich schließen oder nicht. Ich wiederhole auch hier, dass die Cytoplasmaplatte gewiss viel häufiger als man beobachtet und selbst in größerer Ausdehnung auftritt, dass aber die leichte Vergänglichkeit ihrer Elemente, sobald sie ihre Funktion erfüllt, nämlich den Zellleib getheilt hat, ihr eine sehr viel geringere Verbreitung, als es wirklich der Fall ist,

zuschreiben lässt. In Fig. 55, Taf. XXI gebe ich nochmals einen Beleg für dieses Verhalten. Wir haben hier zwei sich theilende Tochterzellen vor uns, und zwar geschieht die Theilung mit Zuhilfenahme einer Zellplatte. Es lässt sich nicht erkennen, ob letztere schon Anfangs einen rudimentären Charakter besaß, oder ob derselbe erst durch theilweise Resorption ihrer Elemente hervorgerufen wurde. Rechts und links vom Schnitt setzt die Einschnürung im scharfen Winkel an die Zellplatte an. Rechts klafft sie schon bis zur Spindelplatte. Die unverschmolzenen Theilstücke der Cytoplasmaplatte kann man noch eine Strecke weit beobachten; dann gehen sie allmählich in die Ränder der Zellgrenzen über.

Hat die Cytoplasmaplatte eine funktionelle Bedeutung für das Zellindividuum, so besteht dieselbe auch bei den Knochenfischen, wo sie auftritt, einzig und allein darin, die Mutterzelle zu theilen, nicht aber in der Ausbildung einer membranösen Scheidewand zwischen den Tochterzellen. In Fig. 52 gebe ich wieder eine deutliche Zellplattenbifurkation. Die Verbindungsfäden sind trotz dem relativ frühen Theilungsstadium, und obgleich die Chromosome der Tochterplatten eben erst ihre distinkten Kontouren verlieren, doch schon zum größten Theile verschwunden. Es mussten also schon die Bedingungen zu einer Theilung gegeben sein, sofern sich später die Mutterzelle in zwei Tochterzellen hätte scheiden sollen. Dies ist auch der Fall, und zwar durch die sich im ganzen Umkreis der Äquatorialzone gabelnde Zellplatte.

Jederseits ist im Schnitt durch die sich theilende Zellplatte ein dreieckiger Zwickel abgegrenzt, in welchem das Protoplasma sich in der Mitte als körnige Masse angesammelt hat; das erste Anzeichen ihrer Degeneration. Auch die Thatsache, dass der äußere Rand der Mutterzelle in den Winkelraum eingezogen worden ist, kann als Moment des Zerfalls betrachtet werden. Es ist vorauszusehen, dass die Loslösung der beiden Schwesterzellen von einander nach der Auflösung der Zwickel durch Spaltung der Zellplatte ins Werk gesetzt worden wäre.

Weit häufiger als größere Zellplattenrudimente kommen bei Lachs und Forelle FLEMMING'sche Zwischenkörper zur Ausbildung; wie dies ja übrigens für die Zellen aller Wirbelthiere zu gelten scheint. Gerade desshalb lässt sich hier aber auch die Funktionslosigkeit dieses Gebildes am besten nachweisen. Nur in den seltensten Fällen kommt es zu einer Theilung des Zwischenkörpers. Entweder ruht er bis zum vollständigen Schwunde auf einer protoplasmatischen Verbin-

dungsbrücke, wie wir es schon bei den Limaxzellen gesehen haben, oder — und das ist bei Weitem der häufigere Fall — er hängt frei in einem Intercellularraum an dem Rest einiger Verbindungsfäden (Fig. 44—45—53). Er hat also für die Zelle nicht mehr die geringste Bedeutung. Im Gegentheil scheint er auch hier, wie bei den Limaxzellen in vielen Fällen der Zelltheilung eher hinderlich zu sein, als sie zu fördern. Da seine derbere Masse dem Vordrängen der Einschnürung besser Widerstand leistet als den Verbindungsfibrillen, so steht z. B. in Fig. 57 nur der Zwischenkörper der endgültigen Trennung beider Zellen entgegen. In Fig. 44, einer Mesenchymzelle, liegt er am Rande der einen Schwesterzelle. In Fig. 56 hat er sich getheilt, die eine Hälfte ist fast bis an das Chromatin gerückt, wodurch, werden wir später erfahren, das andere Stück ruht am Zellrand der anderen Zelle.

Sehr eigenthümliche Bilder geben ferner Fig. 45 und 53 Taf. XXI. Auf welche Weise hier die Zelltheilung eigentlich zu Stande kam ist mir vollständig unklar. Diese Art von Theilung ist nun keineswegs ein Ausnahmefall. Ich konnte sie sehr häufig beobachten. Übrigens sind eben solche Bilder von Forschern auch bei Salamanderzellen gesehen worden. Hier lässt sich nichts von einer Einschnürung erkennen. Das Bild macht den Eindruck, als sei die Mutterzelle in der Äquatorialzone mit Gewalt aus einander gerissen worden und als habe sich hierdurch die Protoplasmamasse fädig ausgezogen. Inmitten der Lückenräume schwebt ein Zwischenkörper auf einem Spindelrest.

Sehr wahrscheinlich gehen auch bei Knochenfischen die Zellplattenrudimente aus knötchenartigen Anschwellungen der Verbindungsfäden hervor. Ich habe hierfür manches Beispiel; doch wollte es mir nicht glücken so typische Bilder aufzufinden, wie ich sie von Limax gegeben habe. Ich habe desshalb darauf verzichtet, das Wenige, was ich gefunden habe, abzubilden.

Bisher bin ich noch nicht näher auf die Entstehungsweise dieser Körperchen eingegangen, weil ich aus praktischen Gründen das Sichere dem mehr Hypothetischen voranstellen wollte. Ich wende mich nun zu der Frage nach ihrer Herkunft. Strasburger nimmt an, dass die Verbindungsfäden hohle Schläuche repräsentiren, die mit einer gewissen Materie erfüllt sind, welche zur Zeit der Zellplattenbildung nach der Äquatorialzone der Fibrillen wandert, wo sie letztere zu erst spindelförmigen, später runden Anschwellungen auftreibt.

Namentlich die letzterwähnte Thatsache scheint mir sehr für die Richtigkeit dieser Definition zu sprechen. Anfangs wird in jeder Fibrille, so lange noch Materie von beiden Seiten nach der Äquatorialzone strömt, in dem Punkt, wo der größte Druck der sich stauenden Massen herrscht, auch die größte Ansammlung derselben sein. Symmetrisch nach beiden Seiten nimmt der Druck der Massen auf einander immer mehr ab. Das Ergebnis davon ist eine spindelförmige Aussackung der Fibrillen. Erst später, wenn kein Bildungsstoff mehr zufließt, kann ein Ausgleich stattfinden, der sich durch Umwandlung der Spindelgestalt in eine mehr sphärische Form kund giebt. Die Frage, warum die Verdickungen gerade in der Äquatorialzone erscheinen, kann ich natürlich nicht beantworten; das ist wohl eben so räthselhaft, wie bis jetzt der Urgrund jeder bestimmt gerichteten cellulären Bewegung.

Mehrere Forscher, darunter vor Allem v. KOSTANECKI, sowie LUSTIG und GALEOTTI haben nun beobachtet, dass die Verbindungsfäden, bezw. ein Theil derselben, vor Bildung des FLEMMING'schen Körpers typisch mikrosomalen Bau besitzen. Nach v. KOSTANECKI geht aus diesen Mikrosomen (Centralspindelkörperchen), nachdem dieselben nach dem Äquator der achromatischen Figur gewandert sind, durch seitliche Verschmelzung der FLEMMING'sche Zwischenkörper hervor.

Diese Angaben decken sich nicht ganz mit den Untersuchungen von LUSTIG und GALEOTTI, die an demselben Objekt, das auch v. KOSTANECKI hatte, vorgenommen wurden. Auch diese Forscher finden, dass die Centralspindel in der Diasterphase einen mikrosomalen Bau besitzt. Doch erstrecke sich derselbe nur auf eine die Centralspindel umgebende Schicht von Fibrillen — die Mantelfasern. Aus diesen sollen auch nur die Elemente des Zwischenkörpers hervorgehen. (Von einer, wenn auch rudimentären, größeren Zellplatte ist hier keine Rede.)

Zuerst bilden sich, wie auch ich es gefunden habe, im Äquator der Fibrillen spindelartige Aussackungen, die sich schließlich in rundliche Gebilde umwandeln, welche seitlich mit einander verschmelzen. Das Resultat ist sodann ein ringförmiger Körper, der die eigentliche Centralspindel einschließt. LUSTIG und GALEOTTI glauben, dass dies der ständige Bildungsmodus des FLEMMING'schen Körpers sei. Ich denke in den vorliegenden Blättern bewiesen zu haben, dass dies bei meinen Objekten durchaus nicht der Fall ist. Was den mikrosomalen Bau der Verbindungsfäden während der Diasterphase betrifft,

so konnte auch ich denselben öfters, wenngleich lange nicht in allen Fällen, beobachten. Ich halte diese größeren Körnchen jedoch keineswegs für die direkten Bildner der spindelförmigen Aussackungen. Nach meiner Ansicht repräsentiren sie Ansammlungen eines viel feineren Bildungsstoffes, der sich hier durch irgend welche inneren Hindernisse aufgestaut hat. Stellt man sich mit BÜTSCHLI, RHUMBLER und anderen Forschern auf den Standpunkt der Wabentheorie, so ergiebt sich für die Stoffansammlungen eine naheliegende natürliche Erklärung; indem man annimmt, dass dort, wo die queren Scheidewände der Wabenradien ungenügend durchbrochen sind, naturgemäß eine größere Ansammlung von Bildungsstoff entstanden ist.

Ein Beleg für meine erste Behauptung, dass die Dermatosomen nicht direkt aus dem Verschmelzungsprodukt der Mikrosomen hervorgehen, scheint mir die Fig. 29 in LUSTIG und GALEOTTI's Arbeit zu sein, wo die Verbindungsfäden trotz feinen spindelförmigen Anschwellungen doch wie besäet mit Mikrosomen sind. Äquatoriale Verdickungen aus solchen Körnchen hätten ein ganz anderes Aussehen. Schließlich weise ich noch auf die schönen Bilder SOBOTTA's hin (Befruchtung und Furchung des Eies der Maus), wo gleichfalls der FLEMMING'sche Körper aus solchen spindelartigen Differenzirungen der Verbindungsfäden hervorzugehen scheint, welche letzteren jedoch keinen mikrosomalen Bau besitzen.

Ich habe nun auch öfters bei meinen Objekten, namentlich bei den Hydroiden und Knochenfischzellen, feine, durch äquatoriale Verdickungen der Verbindungsfäden erzeugte Ringe beobachtet, die zweifellos den diesbezüglichen Bildern LUSTIG und GALEOTTI's entsprechen. Was dort jedoch als Norm erscheint, ist bei meinen Objekten eine höchst seltene Ausnahme. Einmal beobachtete ich hierfür in einer Lachszelle ein äußerst klares und schönes Beispiel, wie ich es nie mehr so typisch wiederfand. Ich gebe es in Fig. 54. Hier hat irgend ein günstiger Zufall die Elemente dieses Ringes zu ungewöhnlicher Stärke anschwellen lassen. Neuerdings giebt auch BENDA an, dass der FLEMMING'sche Körper bei Salamanderzellen Ringgestalt besitzt. Auch HEIDENHAIN hat ähnliche Bilder gesehen. In seinem großen Werk über Centrosome lässt er sich folgendermaßen über diesen Gegenstand aus:

»Wenn man an recht gut gefärbten Präparaten aufmerksam das Körperchen betrachtet, so hat man unmittelbar den Eindruck, dass das Körperchen dadurch zu Stande kommt, dass an der betreffenden Stelle ein Ring gleichsam wie angeschmiedet dem Centralspindel-

strang aufsitzt. Ich habe nun in einigen, allerdings recht seltenen Fällen, bei kräftiger Extraktion des Protoplasmas und an Zellen, bei denen das FLEMMING'sche Körperchen eigentlich noch nicht seine definitive Ausbildung erreicht hatte, deutlich beobachten können, dass dasselbe nur ein Verklumpungsprodukt ist und eigentlich einen Ring darstellt, welcher auf dem, von der Centralspindel herrührenden Strang gleichsam aufgezogen ist.«

Wo sollen wir nun dieses Zellplattenrudiment unterbringen. In der That hat es in einem solchen Falle den Anschein, als ob die Spindelplatte nur in einem Ring bestehe, der aus den äquatorialen Differenzirungen der peripheren Fibrillen entstanden sei, und welcher ein centrales, undifferenzirtes Faserbündel umfasse. Das neue Werk HENNEGUY's, »Leçons sur la Cellule«, zeigt uns indessen, dass eine solche Ansicht nicht ganz der Wirklichkeit entspricht. HENNEGUY fand nämlich, dass die Spindelplatte der Theilungsfiguren in Forellenblastomeren, wenn man dieselbe auf einem Schnitt parallel zur Theilungsebene betrachtet, »se montre formée d'un cercle de petits bâtonnets colorés très sombreux et pressés les uns contre les autres à la péripherie, tandis que dans l'intérieur ils sont plus lâchement et irrigulièrement distribués«.

Das Schicksal der Verbindungsfäden.

v. KOSTANECKI hat in seiner Arbeit über das Schicksal der Centralspindel für die Zellen einer größeren Anzahl von Wirbelthieren den Nachweis zu liefern versucht, dass dieselbe nicht an Ort und Stelle degenerirt, sondern dass jedes Theilstück einer Tochterzelle durch Kontraktion der Verbindungsfäden in die Astrosphäre aufgenommen wird. Der Zwischenkörper soll hierbei eine wichtige Rolle spielen; indem er die Spindelfasern zusammenfasst und sie durch seine Theilung von einander trennt. Nur ausnahmsweise solle der Zwischenkörper auf der Zellgrenze liegen bleiben, und zwar allein dann, wenn die Durchschnürung desselben nicht gleichzeitig mit der Zelltheilung von statten geht, indem er durch irgend ein Hindernis in der Verbindungsbrücke zurückgehalten werde. Darauf entgegnet FLEMMING:

»Aber diese Fälle sind bei meinen sehr großen und deutlichen Objekten so äußerst häufig, dass ich nicht anders kann als sie hier als Regel zu betrachten; und wie die Folgen zeigen und ich seitdem hunderte von Malen konstatirt habe, gehen von den so intercellular liegenden Zwischenkörpern noch lange nach der Zelltrennung deut-

liche Faserkegel aus, deren Basis in jeder Zelle gegen den Kern sieht, die ihn aber nicht erreichen, während nach v. KOSTANECKI's Beschreibung in seinen Objekten die Spitzen der Faserkegel dann schon ganz zum Kern herangezogen sein müssen.« (Ergebn. d. Anat. und Entwickel. 1895.)

Auch die Ansicht HEIDENHAIN's steht derjenigen v. KOSTANECKI's gegenüber. Er äußert sich folgendermaßen über den vorliegenden Fall:

»Der mittlere Theil der Centralspindel kehrt nie wieder in die Astrosphäre oder das Mikrocentrum zurück, sondern derselbe ist noch zu einer Zeit, wo Kern und Astrosphären sich schon in allen ihren Theilen in vollkommener Weise von Neuem angelegt haben, noch immer innerhalb des Cytoplasmas sichtbar.« Eben so zeigten die Untersuchungen von LUSTIG und GALEOTTI, die ebenfalls Objekte (Hautcarcinom vom Menschen) benutzten, welche auch v. KOSTANECKI vor sich hatte, nichts von diesen Verhältnissen.

Ich komme nun wieder auf meine eigenen Untersuchungen zurück.

Bei Obelia sowohl wie bei Limax und den Knochenfischen finde auch ich gerade das als Regel, was in den v. KOSTANECKI'schen Objekten als Ausnahme gilt. Ich beobachtete, dass die Verbindungsfäden in der Regel überall da, wo sie sich in der Diasterphase befinden, später degeneriren. Ihre Substanz scheint für den Zellleib von keinem Belang mehr zu sein. In den meisten Fällen reißen die Fibrillen dicht an den regenerirten Kernen ab. Dies findet namentlich da statt, wo die Zellen sich nach der Theilung von einander entfernen (Fig. 44 und 53 Taf. XXI), doch braucht Letzteres dann nicht immer nothwendig einzutreten, da ja Hand in Hand mit dem Auseinanderweichen der Zellen ein Auswachsen der Centralspindel geht. Wie sollten sonst z. B. Fig. 45 und 46 Taf. XXI zu erklären sein, wo trotz einem augenscheinlichen Auseinanderweichen der Zellen dennoch die Verbindungsfäden keineswegs straff angespannt sind, sondern sogar schlaff erscheinen.

In Fig. 45 machen die Verbindungsfäden sogar eine doppelte Biegung: das Abreißen der Fibrillen von den Kernen lässt sich auch bei Zellen beobachten, die noch nicht von einander getrennt sind (wie in Fig. 47). Wie wir aus Fig. 47 ersehen, kann die Loslösung schon sehr frühe vor sich gehen. Hier sind die Chromatinschleifen noch nicht einmal ganz mit einander verklumpt, von einer Regeneration des Kerns ist also keine Rede; auch die Elemente der Zellplatte liegen noch unverschmolzen neben einander.

Fast immer findet die Rückbildung der Spindel von der Polseite aus statt. Die einzelnen Fäden verschmelzen meist vorher mit einander und erlöschen dann langsam von der Kernseite aus. Ist ein Zwischenkörper vorhanden, so bildet derselbe bis zuletzt die Spitze der stets kleiner werdenden Doppelkegel.

In Fig. 24 ist noch deutlich der ehemalige Doppelkonus zu sehen. Er sieht aus wie ein eingeschnürter pflanzlicher Verbindungsschlauch. Die zwischen den äußeren Kontouren des Doppelkegels sich befindenden Fibrillen sind bis auf das Residuum um die Spindelplatte verschwunden; an ihre Stelle ist ein weißer Raum getreten, der sich durch nichts von dem übrigen Protoplasma auszeichnet.

Nicht immer erfolgt das Erlöschen der Fibrillen von oben her. Lösen sich die Verbindungsfäden nicht von den Kernen los — dies ist häufig dann der Fall, wenn sich die Zellen nach der Theilung nicht von einander entfernt haben — so bildet der Spindelrest oft einen relativ dünnen Faden, in dem man kaum mehr etwas von einer fibrillären Struktur erkennen kann. Fig. 34 ist hierfür ein Beispiel. Es scheint dann die Resorption des Stranges im ganzen Umkreise desselben zu erfolgen. In Fig. 19 waren die Spindelfäden schon im Erlöschen begriffen, noch ehe sie mit einander verschmolzen waren. Der Grund dafür, dass sich die Verbindungsfäden nicht zu einem Strange vereinigt haben, mag wohl in dem Nichtvorhandensein eines FLEMMING'schen Zwischenkörpers, sowie in dem relativ frühen Auftreten der Rückbildung zu suchen sein. Sehr oft zeigt nur noch die unmittelbare Zone um den Zwischenkörper einen Rest der Verbindungsfäden. Es scheint dann schon die ganze Spindel von dem Cytoplasma resorbirt worden zu sein, wie dies in Fig. 14, 31 u. 32 Taf. XX zu sehen ist. In Fig. 32 zeigt wenigstens noch eine dunklere Färbung die Stelle an, wo einst die Verbindungsfäden gelegen hatten.

Ein sehr interessantes Stadium ist durch Fig. 58 wiedergegeben. Der Spindelrest persistirt hier in Gestalt eines Stäbchens, an dem man deutlich zahlreiche Windungen erkennen kann, die durch Torsion der Verbindungsfäden zu Stande kamen. Es kann kein Zweifel darüber obwalten, dass wir es hier wirklich mit einem Spindelrest zu thun haben. Ähnliches ist schon mehrfach beobachtet worden. So giebt PRENANT in einer Abhandlung »sur les éléments séminaux de la scolopendre etc.« hierfür recht drastische Beispiele. Seltsam ist in meinem Bilde nur die Thatsache, dass die Chromatinschleifen erst so wenig mit einander verschmolzen sind. Die vollendete

Theilung der Zelle beweist jedoch, dass wir es trotzdem mit einem späten Stadium zu thun haben.

Es fragt sich nun, auf welche Weise die eigenthümliche Torsion dieses Spindelrestes zu erklären ist. — Entweder entstand das stäbchenartige Gebilde dadurch, dass eine der Tochterplatten, als die Spindel noch mit ihnen zusammenhing, sich drehte, oder dass sich beide im entgegengesetzten Sinne drehten — oder anderen Falles, dass eine der Zellen, oder alle beide sich im entgegengesetzten Sinne tortirten. Die letztere Annahme scheint mir die einleuchtendste zu sein; denn die erstere Deutung wäre doch etwas zu unwahrscheinlich und gekünstelt. Ich gestehe gern zu, dass auch die andere Deutung im ersten Augenblick viel Sonderbares an sich hat. Man muss indessen bedenken, dass ja ein junges Gewebe fortwährenden Verschiebungen seiner Elemente durch die Zelltheilung ausgesetzt ist. Fig. 58 stellt überdies eine Mesenchymzelle dar, die ja wegen der großen, sie umgebenden Intercellularräume weit weniger eingeengt ist wie eine gewöhnliche Zelle, also auch leichter einem durch die zähflüssige Intercellularmasse übertragenen Druck nachgeben kann.

Die Torsion des Spindelrestes habe ich noch öfters beobachten können; niemals jedoch wieder so typisch, wie in diesem Falle.

Prenant giebt indessen Zeichnungen von noch viel größeren gedrehten Spindelresten. Diese Erscheinung lässt sich sicher nicht allein, wie er es thut, durch übermäßiges Längenwachsthum der Verbindungsfäden erklären; obgleich ich nicht daran zweifle, dass dieser Faktor hierbei auch eine Rolle spielt. Eine starke Verlängerung der Spindelfibrillen könnte wohl einige lockere Windungen, nicht aber das straffe, seilartige Gebilde verursachen, wie es in Fig. 58 abgebildet wurde.

Wie kommen aber nun die v. Kostanecki'schen Figuren zu Stande, wo sich deutlich die Verbindungsfäden kontrahirt und jederseits einen halben Zwischenkörper mit sich geführt haben? Zunächst bildet hier schon das Verhalten der Fibrillen einen eigenthümlichen Gegensatz zu den allgemeinen Ansichten, die man sich im Laufe der Zeit über die Natur letzterer gemacht hat: Wie Hermann (1890) bewiesen hat, bestehen die Fäden der Centralspindel aus nicht kontraktilen Elementen, die den Chromosomen bei ihrer Wanderung polwärts als Stütze dienen sollen. Andererseits wieder liegen, wie wir ja jetzt zur Genüge gesehen haben, zahlreiche Beobachtungen

vor, welche die Angaben FLEMMING's, dass das Zwischenkörperchen nach der Theilung am Rande liegen bleibt, aufs beste bestätigen.

Indem ich alles Dies und die Erfahrungen, die ich selbst gemacht habe, berücksichtige, kann ich nur annehmen, dass die Kontraktion der Verbindungsfäden und die Loslösung des FLEMMING'schen Körpers von dem Theilungsrande durch äußere Zufälligkeiten, vielleicht die Konservirung, zu Stande kamen.

Ich habe solchen künstlichen Kontraktionen der Spindelfäden meine Aufmerksamkeit geschenkt, und es gelang mir auch öfters diesbezügliche Bilder aufzufinden. In Fig. 48 sehen wir eine Figur, wie sie v. KOSTANECKI ruhig für seine Hypothese in Anspruch nehmen kann. Wir haben hier eine Zelle, deren Theilung nahezu vollendet ist. Dieselbe besaß ehemals eine richtige Zellplatte, die jedoch durch irgend einen Zufall aus einander gerissen wurde. Zu gleicher Zeit hatten sich die Verbindungsfäden kontrahirt und die beiden Theilplatten polwärts geführt. Dass die Zellplatte nicht durch gewöhnliche Einschnürung getheilt wurde, ersieht man aus zwei Dingen. Erstens befinden sich die Zellplattentheile nicht in dem Rand der Theilungsgrenze und zweitens hängen die Zellen auch noch durch eine breite Protoplasmabrücke zusammen, in deren Mitte eine Linie (wahrscheinlich der letzte Rest der Zellplatte) verläuft.

Macht dieses Bild keinegswegs den Eindruck eines Kunstproduktes, so ist dies schon anders mit Fig. 49. Wir haben hier das Theilungsstadium einer Limaxzelle vor uns. Die Theilung ist durch Kombination von Einschürung und Zellplatte zu Stande gekommen. Die Kerne haben sich schon fast ganz regenerirt; die Zellplatte hat sich zum Theil in eine Theilungsmembran verwandelt. Allein die Spindelplatte hat noch ein etwas körniges Aussehen. Deutlich sieht man, dass die oberen Faserkegel sich ein Stück kontrahirt und einen Theil der Spindelplatte mit sich gerissen haben. Die rechte Spindelhälfte hängt noch fest an der Theilungsmembran. Beide Spindelplattenhälften stehen noch durch einzelne Fibrillen mit einander in Verbindung.

Fig. 50 endlich wird gewiss auch für jeden Unkundigen eine Schrumpfung bedeuten. Auch hier sind die Spindelfäden aus einander gerissen und haben sich beiderseits weit kontrahirt. Die Fibrillen sind körnig und angeschwollen — augenscheinliche Merkmale der Schrumpfung. An ihren Enden scheinen sich die Elemente einer getheilten Zellplatte zu befinden. Bei genauerem Hinsehen erkennt man jedoch, dass sich die kleine Körnchenreihe über die Fadenreste

hinaus in einem Kreis um die Chromatinschleifen herum erstrecken. Das Protoplasma hat sich fast ganz von den Rändern der Zelle zurück- und nach der Theilungsfigur hingezogen.

Zum Schlusse möchte ich nicht zu erwähnen unterlassen, dass nach meiner Ansicht in seltenen Fällen ein Reißen der Zellplattenelemente und eine Aufnahme derselben in den Zellleib der Tochterzellen durch Kontraktion der Verbindungsfäden auch in der lebenden Zelle vorkommen mag. So bildet CARNOY eine Zelle ab (La Cytodiérèse chez les Arthropodes, Planche II, Fig. 3), wo sich eine Zellplatte auf die erwähnte Weise in zwei Theile getheilt hat. Dies wurde, wie er selbst erwähnt, wahrscheinlich durch eine zu hohe Turgescenz hervorgerufen; fast um den ganzen Rand der Tochterzellen zieht sich eine breite Vacuole. Wir haben es hier also gewissermaßen mit einer pathologisch veranlagten Zelle zu thun.

Als ähnliches Beispiel führe ich noch Fig. 56 an. Es ist eine Lachszelle, die sich schon vollständig in zwei Tochterzellen zerlegt hat. Beide werden nur noch durch einen Spindelrest zusammengehalten. Was uns allein interessirt ist die Thatsache, dass sich der FLEMMING'sche Körper in zwei Stücke zerlegt hat. Das eine derselben ruht an der Grenze der größeren Tochterzelle; das andere fasst den der kleineren Zelle angehörigen Antheil der Verbindungsfäden zu einem Kegel zusammen und ist durch Kontraktion der Fibrillen bis ganz nahe an die Tochterplatten gelangt. Mir scheint, dass dieser Vorgang nicht durch einen äußeren Eingriff hervorgerufen wurde; nach meiner Ansicht spielte auch hier die höhere Turgescenz eine Rolle; das sonstige lebenswahre Aussehen, sowie die Vacuole am Rande der Zelle scheinen auf etwas Derartiges hinzuweisen.

Auch MITROPHANOW giebt eine Abbildung (Fig. 25, Taf. XVI), wo ein Zwischenkörper mit einem Spindelrest polwärts gerückt ist; doch hat die Figur einen um so mehr zufälligen Charakter, da der Vorgang nur an der oberen Zelle stattgefunden zu haben scheint. MITROPHANOW will indessen von einem Zwischenkörper nichts wissen, obgleich er drei recht typische (Fig. 17, 35, 37 — letzterer sogar getheilt) abgebildet hat, glaubt er diese Gebilde doch auf zersprengte Chromatinstückchen zurückführen zu können. Nach meinen Untersuchungen brauche ich wohl nicht erst zu erwähnen, dass ich in dieser Hinsicht die Meinung dieses Forschers nicht zu theilen vermag. Auch einer zweiten Ansicht kann ich mich nicht anschließen: MITROPHANOW will gefunden haben, dass nach der Theilung einer Mutterzelle durch die Abschnürung die Verbindungsfäden so zu-

sammengefasst werden können, dass sie je eine Halbspindel bilden (dies kann nach meiner Ansicht nur durch einen FLEMMING'schen Körper geschehen, den eben M. leugnet) und dass in jeder Tochterzelle hierdurch ein neues Muttersternstadium zu Stande kommen kann, welches sich dann sofort wieder in einen Diaster umwandelt. Abgesehen von der Unwahrscheinlichkeit, dass es für eine Spindel in manchen Fällen ohne Belang sein soll, ob eine ihrer Halbspindeln ein Centrosom oder keines besitzt, bleiben doch auch die Chromosomen und die Spindelfibrillen während der Telophasen nicht unverändert. Oft hat sich, noch ehe sich die Zelle vollständig getheilt hat, wie wir gesehen haben, bereits ein Kern zur Hälfte regenerirt und mit einer Membran umgeben. Auch die Verbindungsfäden erleiden dabei eine theilweise Verschmelzung. Was nun die Fig. 19 und 20 Taf. XV seiner Arbeit betreffen, so stellen dieselben nichts weiter als zwei Schwesterzellen dar, die sich, weil sie einst die Tochterplatten eines Muttersternes ausmachten, auch zur selben Zeit wieder in gleichen Theilungszuständen befinden.

So sehen wir denn, dass trotz ihrer großen Verbreitung die Zellplatten doch nur wegen ihres variablen und rudimentären Charakters in der thierischen Zelle eine höchst untergeordnete Rolle spielen; dass sie wohl im gegebenen einzelnen Falle die Zelltheilung vorzubereiten und zu befördern vermögen, dass sie sogar, wenn sie zur vollen Entfaltung gelangen, vollständige Homologa der pflanzlichen Zellplatten repräsentiren können — dass sie jedoch für gewöhnlich eine indifferente Beigabe der Theilungsfigur bilden, die nicht selten den Mechanismus der Zelltheilung verzögern und der endgültigen Trennung der Tochterzellen eine Zeit lang im Wege stehen kann.

Nachtrag.

Erst nach Abschluss meiner Studien erschienen die v. KOSTANECKIschen Arbeiten »Über die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose« und »Über das Verhalten der sogenannten achromatischen Substanzen .....«. Aus denselben ersah ich, dass meine Ergebnisse ungefähr mit denjenigen übereinstimmen, welche dieser Forscher für die Zellplatten der Furchungszellen von Physa fontinalis und Ascaris meg., sowie in Bezug auf das Schicksal des Centralspindelrestes

erhielt. Da ich jedoch einerseits nirgends eine Berichtigung der früheren an Wirbelthierzellen gewonnenen Resultate vorfand und andererseits meine diesbezüglichen Studien nicht nur eine Erklärung der Herkunft der v. KOSTANECKI'schen Bilder geben, sondern auch zeigen, dass dieselben thatsächlich auf natürliche Weise zu Stande kommen können, so unterließ ich es, den letzten Abschnitt meiner Arbeit (»Das Schicksal der Verbindungsfäden«) umzuarbeiten, d. h. den Vergleich mit den v. KOSTANECKI'schen Resultaten entsprechend zu modificiren.

v. KOSTANECKI und A. WIERZEJSKY fanden, dass sich in Eiern von Physa, bei der Abstoßung der Richtungskörperchen, ein sehr schöner Zwischenkörper ausbildet. (Ganz ähnliche Bilder giebt neuerdings MACFARLAND von Opisthobranchiereiern.) Noch vor der Einschnürung der Zelloberfläche waren im Äquator der Centralspindelfasern längliche Anschwellungen zu sehen, welche die Zwischenkörperbildung vorbereiteten. Während die nach dem Richtungskörper zu gelegenen von dem FLEMMING'schen Körper zusammengefassten Centralspindelfasern sehr bald schwanden, erhielt sich der der Eizelle zugekehrte Strahlenkegel noch verhältnismäßig lange Zeit. »Noch in späteren Stadien sieht man die vom Zwischenkörper ausstrahlenden Fibrillen sich im Eizellleib verlieren und in das körnige, in Wirklichkeit wohl reticulär angeordnete Protoplasma allmählich übergehen.« Kurz vor der vollständigen Ausbildung des zweiten Richtungskörperchens verschwindet das erste Zwischenkörperchen. Es bildet sich sodann aus der zweiten Richtungsspindel ein neues Zwischenkörperchen aus, das länger persistirt, schließlich jedoch auch mit dem Centralspindelrest verschwindet. Auch bei der Abschnürung der Blastomeren treten Zwischenkörper auf, die sich eben so wie diejenigen der Richtungsspindel hinsichtlich ihrer Entstehung und ihres Schicksals zu verhalten scheinen.

Oft hat v. KOSTANECKI in den Furchungszellen den Zwischenkörper gespalten gefunden, glaubt jedoch, dass dieser Trennung nur eine Differenzirung der Centralspindelfasern selbst entspricht. Letztere sollen hier kein kompaktes Bündel darstellen, indem nur die peripheren Theile äquatoriale Verdickungen haben und auf diese Weise einen Zwischenkörper in Ringform bilden. In Übereinstimmung mit anderen Forschern fand v. KOSTANECKI auch in den sich furchenden Ascariseiern einen Zwischenkörper. Die eigentliche Theilung der Blastomeren geht hier, sowie bei Physa mit Zuhilfenahme einer Cytoplasmaplatte vor sich, die zwar bei Ascaris schon längere Zeit

bekannt ist (beschrieben vorher von CARNOY, BOVERI, HERLA, VAN BENEDEN und NEYT), deren Herkunft jedoch bis jetzt noch dunkel war[1]. v. KOSTANECKI erklärt ihre Entstehung auf folgende Weise: Anfangs, in den Prophasen, reichen die Polstrahlen der Furchungsspindeln der Eier auf jeder Seite nicht nur bis zur Äquatorialebene der Spindel, sondern sie kreuzen sich und lassen sich deutlich bis in die äußere Grenzschicht des Protoplasmas verfolgen. Im Muttersternstadium zieht sich allmählich jedes Strahlensystem auf die ihm zugehörige Zellhälfte zurück. Die einzelnen Strahlen verlegen hierbei ihre Insertionspunkte an der Zelloberfläche und gleiten mit ihrem peripheren Ende an letzterer entlang, bis sie im Äquator angekommen sind. Nun kontrahiren sie sich und reißen hierbei Theile der Grenzschicht mit sich, die mit den Enden der Strahlen in die gesammte Äquatorialebene mit Ausnahme des von der Centralspindel eingenommenen Theils zu liegen kommen. Die auf diese Weise angesammelten Partikelchen der Grenzschicht bilden eine Platte, an welcher sich durch Spaltung derselben die spätere Zelltheilung vollzieht.

Marburg, im Juni 1897.

---

[1] v. ERLANGER hält eben so wenig wie BÜTSCHLI die äquatorialen Differenzirungsschichten in den Blastomeren des sich furchenden Ascariseies (somit auch wahrscheinlich diejenige in den Blastomeren aller anderen sich furchenden Eier) für das, was man sonst unter Zellplatte versteht. Er äußert sich folgendermaßen darüber: »Die sogenannte Zellplatte des Ascarideneies entspricht den an einander gelagerten Alveolarschichten der gegenseitig sich abplattenden Furchungszellen, wie bereits BÜTSCHLI vermuthet hat (O. BÜTSCHLI, Untersuchungen über mikroskopische Schäume ....). Auf diese Art lässt sich die Entstehung und Spaltung dieser sogenannten Zellplatte, welche keineswegs mit der Bildung, welche gewöhnlich in derselben Weise bezeichnet wird, verwechselt werden darf, leicht erklären.« (BOVERI hält es für wahrscheinlich, dass sich die Platte aus dem »protoplasmatischen Fadenwerk« differenzirt.) An dieser Stelle möge es mir noch vergönnt sein, auf die STRASBURGER'schen Untersuchungen betr. der Zelltheilungsvorgänge bei Stypocaulon hinzuweisen, wo die Zellplattenbildung etwa derart zu Stande kommt, wie es sich BÜTSCHLI und v. ERLANGER für sich furchende Ascariseier vorstellen, nämlich durch die sich in eine Ebene quer stellenden Wände einer Wabenschicht. Neuerdings wurden die diesbezüglichen Ergebnisse STRASBURGER's aufs beste durch Untersuchungen von WALTER T. SWINGLE bestätigt und ergänzt.

Litteraturverzeichnis.

1. Balbiani, Sur les phénomènes de la division du noyau cellulaire. Compt. rendus. 1876. p. 831.
2. Balbiani, Sur la structure et la division du noyau chez le Spirochona gemmipara. Annales de Micrographie. Paris. Juillet-Août 1895.
3. Benda, Zelltheilungen im Salamanderhoden. Verhandlungen d. anat. Gesellschaft. Ergänzungsheft. Göttingen 1893.
4. E. van Beneden. Mémoires sur les Dicyemides. Bulletin de l'Académie royale de Belgique 1876.
5. E. van Beneden, Recherches sur la matur. et la fécond. de l'Ascaride mégalocephale. Arch. d. Biologie 1883.
6. van Beneden et Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitos. chez l'Ascaride mégalocephale. Bull. de l'Académie royale de Belgique 1876. T. III et IV.
7. F. Blochmann, Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Festschrift der Ruperta Carola dargebracht. Heidelberg 1886.
8. Theodor Boveri, Zellenstudien. Jena 1887.
9. O. Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Frankfurt a/M. 1876.
10. O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.
11. J. B. Carnoy, La Cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule. T. II. 1885.
12. J. B. Carnoy, La Cytodiérèse de l'oeuf. La Vésicule germinative et les globules polaires chez quelques nematodes. Le Cellule. T. III. 1886.
13. R. v. Erlanger, Zur Kenntnis des feineren Baues des Regenwurmhodens u. der Hodenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896.
14. R. v. Erlanger, Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Protoplasmas, der karyokinetischen Spindel und des Centrosoms. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIX.
15. W. Flemmimg, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1892. p. 685.
16. Fol, Études sur le développement des mollusques. Arch. de zool. expér. T. IV. 1875. Pl. VII, Fig. 5 λ.
17. Geberg, Zur Kenntnis des Flemming'schen Zwischenkörpers. Anat. Anz. Bd. VI. 1891.
18. Gilson, Étude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes. La Cellule. Bd. I. p. 12. 1884.
19. Gruber, Die Kerntheilungsvorgänge bei einigen Protozoen. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.
20. M. Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII. 1894.
21. H. Henking, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern von Insekten. Diese Zeitschr. Bd. LI. 1891.
22. Henneguy, Leçons sur la Cellule. Paris 1896.

23. V. Herla, Étude des variations de la mitose chez l'Ascaride mégalocéphale. Arch. de Biologie. T. XIII. 1895.
24. R. Hertwig, Die Kerntheilung des Actinosphaerium Eichhorni. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. XVIII. 1884.
25. R. Hertwig, Über den Bau und die Entwicklung der Spirochona gemmipara. Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. XI. 1877.
26. Klaatsch, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiersäule. III. Morph. Jahrb. Bd. XXII. Leipzig 1895.
27. v. Kostanecki, Über Central-Spindelkörperchen bei karyokinetischer Zelltheilung. Anatomische Hefte. Bd. II. 1892.
28. v. Kostanecki, Über Kerntheilung in Riesenzellen. Anatom. Hefte. Bd. II. 1892.
29. v. Kostanecki, Über die Schicksale der Centralspindel bei karyokinetischer Zelltheilung. Anatomische Hefte. Bd. II. 1893.
30. K. v. Kostanecki u. A. Wierzejski, Über das Verhalten der sog. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896.
31. K. v. Kostanecki, Über die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIX. 1897.
32. Lavdowsky, Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen etc. Anatomische Hefte. Bd. IV. 1894.
33. Lustig u. Galeotti, Cytologische Studien über pathol. menschliche Gewebe. Beitr. zur pathol. Anat. u. zur allgem. Pathologie. Bd. XIV. 1893.
34. F. M. MacFarland, Celluläre Studien an Molluskeneiern. Zool. Jahrbücher. Bd. X. 1897.
35. Mark, Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax agrestis. Bull. of the Mus. of comp. Zool. at Harv. College. Vol. V. 1881.
36. Mayzel, Gaz. lekarska. 1876 u. 1877. Schwalbe u. Hoffmann's Jahresber. Bd. V u. VI. p. 36 u. 25.
37. Metzner, Beiträge zur Granulalehre. Arch. f. Anat. u. Physiol. p. 309. 1894.
38. Meves, Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897.
39. P. Mitrophanow, Contributions à la division cellulaire indirecte chez les Sélaciens. Internationale Monatsschrift für Anatomie u. Physiologie. Bd. XI. 1894.
40. Prenant, Observations cytologiques sur les éléments séminaux de la Scolopendre et de la Lithobie. La Cellule. T. III. 1887.
41. Prenant, Le corps intermédiaire de Flemming dans les cellules séminales de la Scolopendre et de la Lithobie. Comptes rendus des Séances de la Société de Biologie. 27. Févr. 1892.
42. Prenant, Contribution à l'étude de la division cellulaire. Le corps intermédiaire de Flemming dans les cellules séminales de la Scolopendre et de la Lithobie. Archives de Biologie. 1892.
43. Prenant, Contribution à l'étude de la division cellulaire. IX. Le corps intermédiaire de Flemming. Archives de Physiologie. Bd. XXIV. 1892.
44. Prenant, Sur le corpuscule centrale. Bullet. de la Société des sciences de Nancy 1894.
45. Raffaele, Osservazioni sul foglietto superficiale degli embrioni dei pesci ossei. Mitth. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. XII. 1892.
46. Fr. Reinke, Zellstudien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII. 1894.

47. L. Rhumbler, Stemmen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie? Arch. für Entwicklungsmechanik der Organismen. 1897.
48. W. S. Roudner, Der Zwischenkörper Flemming's in den Blastomeren der Knochenfische. Arbeiten des zool. Laboratoriums der Warschauer Universität. XI. Heft. Warschau 1894. Vortrag gehalten in d. biologischen Abtheilung der Warschauer naturforschenden Gesellschaft. (Diese Arbeit war mir leider nicht zugänglich.)
49. Schleicher, Die Knorpelzelltheilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI. p. 283. 1879.
50. Sobotta, Die Befruchtung u. Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.
51. Solger, Zur Kenntnis des Zwischenkörpers sich theilender Zellen. Anat. Anz. 1891.
52. Strasburger, Über Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1875. 1. Aufl. (1880 3. Aufl.)
53. Strasburger, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882.
54. Strasburger, Über Kern und Zelltheilung. Jena 1880.
55. Strasburger, Histologische Beiträge. 4. Heft. Jena 1892.
56. Strasser, Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandra und Tritonen. Morph. Jahrb. Bd. V. 1879.
57. Van der Stricht, Division mitosique des érythroblastes et des leucoblastes à l'intérieur du foie embryonnaire etc. Anat. Anz. 1891.
58. W. T. Swingle, Zur Kenntnis der Kern- u. Zelltheilung bei den Sphacelariaceen. Cytolog. Studien aus dem Bonner botan. Institute. Berlin 1897.
59. Vejdovský, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888—1892.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren wurden mit dem Abbe'schen Zeichenapparat (Zeiss) entworfen, theilweise in der Höhe des Objekttisches, theilweise auf dem Tische. Sie sind sämmtlich mit Zeiss'schen apochromat. Obj. und Kompensationsocularen hergestellt.

Tafel XX.

Fig. 1. Tentakelentodermzellen von Obelia gelat. Zu beiden Seiten die Stützlamelle. Um die Kerne hat sich eine Sekretvacuole ausgebildet. Die Grenzen der einzelnen Zellen lassen sich nicht mehr unterscheiden. Vergr.: Hom. Imm. Num. Ap. 1.30. Äq. Br. 2,0. Komp. Oc. 12. Gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 2*a*. Stück eines Tentakels von Obelia gelat. Die Sekretvacuolen der einzelnen Zellen sind weiter fortgeschritten; sie haben bereits die Stützlamelle erreicht. Ein Theil des Protoplasmas hat sich wieder um den Kern angesammelt. Vergr.: Hom. Imm. Ap. 1,30. Äq. Br. 2,0. Komp. Oc. 8. Gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 2*b*. Stück eines ausgewachsenen Tentakels. Die Entodermzellen neh-

men den größten Theil des Schnittes ein. Sie sind mächtig vacuolisirt. Die festen, pergamentartigen Zellmembranen lassen deutlich das Arkadensystem erkennen. Jeder Kern ist in eine Protoplasmainsel eingeschlossen, die durch Ausläufer mit den Zellwänden in Verbindung steht. Vergr.: Hom. Imm. Ap. 1,30. Äq. Br. 2,0. Komp. Oc. 8. Gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Magenentodermzellen eines Obeliapolypen. Vergr.: Hom. Imm. Ap. 1,30. Äq. Br. 2,0. Komp. Oc. 12. Gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 4 u. 5. Theilungsfiguren mit typischer Zellplatte eines Medusenembryo von Obelia gelat. Vergr.: Hom. Imm. Ap. 1,30. Äq. Br. 2,0. Komp. Oc. 12. Gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 6. Theilungsstadium der Zelle eines Medusenembryos. Die Spindelplatte ist schon angelegt. Rechts legt sich die Cytoplasmaplatte an. Vergr. dieselbe.

Fig. 7. Ähnliches Stadium. Vergr. dieselbe. Gez. in der Höhe des Tisches.

Fig. 8. Dessgleichen. Es ist nur eine Spindelplatte angelegt. Vergr. dieselbe, jedoch gezeichnet in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 9. Dessgleichen. Flemming'scher Körper. Vergr. dieselbe.

Fig. 10. Dessgleichen. Die Elemente der Zellplatte sind zu einer kompakten Masse verschmolzen. Vergr. dieselbe.

Fig. 11. Zwei Schwesterzellen, die sich ohne Zellplatte getheilt haben. Vergr. dieselbe.

Fig. 12. Dessgleichen. Flemming'scher Körper aus drei Körnern bestehend. Vergr. dieselbe.

Fig. 13. Dessgleichen. Von zwei Seiten aus dringt im Schnitt die Einschnürungsfurche vor. Sie hat die Centralspindel im Flemming'schen Körper zusammengefasst. Vergr. dieselbe.

Fig. 14. Dessgleichen. Der Theilungsprocess ist schon vorüber. Die Zellkerne regeneriren sich. Der Flemming'sche Körper besteht noch mit einem Residuum der Centralspindel. Vergr. dieselbe.

Fig. 15. Dessgleichen. Mikrosomaler Bau der Centralspindel. Vergr. dieselbe.

Fig. 16. Dessgleichen. Theilung einer Zelle mit Zellplatte. Rechts ist die Cytoplasmaplatte aufgesprungen und hat sich bis zur Spindelplatte gespalten. Vergr. dieselbe. (Dieses Bild tritt leider auf der lithogr. Tafel nicht deutlich genug hervor.)

Fig. 17. Dessgleichen. Die beiden Tochterzellen sind aus einander gerückt. Hierbei hat sich ein Flemming'scher Körper getheilt, indem er sich in der Mitte zu einem langen Faden auszog. Vergr. dieselbe.

Fig. 18. Limax maximus. Modus der Bildung eines Flemming'schen Körpers durch äquatoriale Verdickungen der Centralspindelfasern. Vergr. dieselbe.

Fig. 19. Dessgleichen. Die Zelltheilung ging ohne Ausbildung eines Zellplattenrudimentes oder einer Zellplatte von statten. Vergr. dieselbe.

Fig. 20. Dessgleichen. Aus der Zellplatte ging eine Membran hervor. Vergr. dieselbe.

Fig. 21. Dessgleichen. Zelltheilung mit Zuhilfenahme einer Spindelplatte, einer Cytoplasmaplatte und der Einschnürungsfurche. Vergr. dieselbe.

Fig. 22. Dessgleichen. Unregelmäßige Ausbildung einer doppelten Zellplatte.

Fig. 23. Dessgleichen. Anlage eines Flemming'schen Körpers und einer

Cytoplasmaplatte. Die Centralspindel wird im FLEMMING'schen Körper zusammengefasst. Vergr. dieselbe, jedoch gez. in der Höhe des Tisches.

Fig. 24 u. 25. Dessgleichen. Zellplattenbifurkation. Die Zellplatten sind bereits in eine Membran übergegangen. In Fig. 25 haben sich die Verdickungen der Spindelplatte unverändert erhalten. Vergr. dieselbe.

Fig. 26. Dessgleichen. Die Zelltheilung vollzieht sich allein durch Spaltung einer Zellplatte. Vergr. dieselbe.

Fig. 27. Dessgleichen. Die Kerne regeneriren sich bereits. Ein Theil der Centralspindelfasern zeigt außerordentlich deutlich äquatoriale Verdickungen. Eine rudimentäre Cytoplasmaplatte, die sich zwischen die rudimentäre Spindelplatte hineinerstreckt, ist angelegt. Vergr. dieselbe.

Fig. 28. Dessgleichen. Die Zelltheilung ist bereits vollzogen. Die Cytoplasmaplatte hat sich hierbei gespalten. Beide Tochterzellen hängen nur noch durch die Centralspindelfäden zusammen, die deutliche äquatoriale Differenzirungen haben. Vergr. dieselbe.

Fig. 29. Dessgleichen. Nur an vier Stellen der Centralspindel zeigen sich dicke äquatoriale Differenzirungen. Vergr. dieselbe.

Fig. 30. Dessgleichen. Theilungsfigur mit umfangreicher Spindelplatte. Eine Cytoplasmaplatte wurde nicht angelegt. Vergr. dieselbe.

Fig. 31 u. 32. Dessgleichen. Die Zellkerne haben sich in beiden Fällen regenerirt. Ein FLEMMING'scher Körper besteht noch mit dem Residuum der Centralspindel. In Fig. 32 liegt er in einer Nische eingebettet. Vergr. dieselbe.

Fig. 33, 34 u. 35. Dessgleichen. Verschiedene Stadien der Ausbildung des FLEMMING'schen Körpers, sowie der Rückbildung des Centralspindelrestes. Vergr. dieselbe.

Tafel XXI.

Fig. 36. Limax maximus. Mesenchymzelle. Die Einschnürung erfolgte im flachen Bogen. Ein FLEMMING'scher Körper ist in Gestalt einer dicken Platte vorhanden. Ihm zu beiden Seiten sind die Centralspindelfäden für eine kurze Strecke zu einer Masse verschmolzen. Vergr. dieselbe.

Fig. 37. Dessgleichen. Mesenchymzelle mit FLEMMING'schem Körper. Vergr. dieselbe.

Fig. 38. Dessgleichen. Zelltheilung durch Einschnürung. Die Spindelplatte hat sich getheilt und hat hierdurch den Centralspindelrest halbirt. Vergr. dieselbe.

Fig. 39, 40 u. 42. Dessgleichen. Zelltheilung vermittels Zellplatte und Einschnürung. Mehrere Modifikationen dieses Vorganges.) Vergr. dieselbe, jedoch gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 41. Die Zellplatte hat sich in eine Membran verwandelt. Vergr. dieselbe, gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 43. Dessgleichen. Anlage einer Spindelplatte, die jedoch bei der Zelltheilung nicht verwerthet wurde. Vergr. dieselbe, gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 44. Trutta salar. Mesenchymzelle mit FLEMMING'schem Körper. Vergr. dieselbe.

Fig. 45 u. 46. Vorgänge dieselben. Fig. 45 Forellenzelle, Fig. 46 Lachszelle. Vergr. dieselbe.

Fig. 47. Limax maximus. Theilung durch Einschnürung und Zellplatten-

bildung. Die Centralspindelfäden sind in der Richtung von den Kernen nach der Zellplatte im Erlöschen begriffen. Vergr. dieselbe.

Fig. 48, 49 u. 50. Figuren zur Erläuterung der Herkunft der v. KOSTANECKI'schen Bilder. Fig. 48 u. 50 Lachszellen. Fig. 49 Limaxzelle; hier natürlicher Vorgang. Links hat sich ein Theil der Zellplatte mit der einen Centralspindelhälfte abgelöst und hat sich etwas kontrahirt; die rechte Seite ist intakt. Vergr. dieselbe.

Fig. 51. Trutta fario. Zelltheilung mit Hilfe einer Cytoplasmaplatte, einer Spindelfalte und einer Einschnürungsfurche. Vergr. dieselbe.

Fig. 52. Trutta salar. Zellplattenbifurkation, wie bei den Limaxzellen. Vergr. dieselbe.

Fig. 53. Dessgleichen. Ähnlicher Vorgang wie in Fig. 45. Vergr. dieselbe.

Fig. 54. Dessgleichen. Ausbildung der Spindelplatte in Gestalt eines Ringes. Vergr. dieselbe.

Fig. 55. Dessgleichen. Zelltheilung durch Ausbildung einer Einschnürung und durch Spaltung der Zellplatte (Spindelplatte und Cytoplasmaplatte). Vergr. dieselbe.

Fig. 56. Limax maximus. Ähnlicher Vorgang wie in Fig. 49.

Fig. 57. Trutta fario. Ausbildung eines FLEMMING'schen Körpers. Zelltheilung durch Einschnürung. Vergr. dieselbe.

Fig. 58. Limax maximus. Der Rest der Centralspindel persistirt in Gestalt eines gewundenen Stäbchens. Vergr. dieselbe.

Epiphysis und Hypophysis von Rana.

Von

Dr. **F. Braem.**

Mit Tafel XXII.

Bei Bearbeitung der Amphibien für die LEUCKART'schen Wandtafeln[1] habe ich einigen die Gehirnanatomie betreffenden Punkten besondere Aufmerksamkeit gewidmet, und ich theile das Resultat dieser Untersuchungen, so weit es in den Tafeln selbst nicht genügend zum Ausdruck gelangen konnte, im Folgenden mit.

Die **Epiphysis** der Batrachier wird, wie wir seit GOETTE ('75, p. 283 f.) wissen, als eine am Dache des Zwischenhirns auftretende, zapfenförmige Ausstülpung angelegt. Der Zapfen differenzirt sich allmählich in der Weise, dass an seiner Spitze eine blasenförmige Anschwellung entsteht, während der mittlere Theil solid wird und sich zu einem dünnen Strange verlängert, der basale Abschnitt aber als Rohr persistirt. Dieser basale Abschnitt stellt die definitive Epiphysis dar, welche sich in der Medianlinie des Zwischenhirndaches bis zum Aderhautknoten erstreckt. Der blasenförmige Theil kommt außerhalb des Schädels zu liegen und repräsentirt das in die Cutis eingebettete Parietalorgan (Stirndrüse, Scheitelauge). Der mittlere Theil verbindet — wenigstens bei der Larve —, indem er den Schädel durchbohrt, das Parietalorgan mit der Spitze des bleibenden Zirbelrohres.

Dieses letztere, die Zirbel im engeren Sinne, ist beim erwachsenen Thiere ein hohler, vorn geschlossener Schlauch von etwa 0,5 mm Länge, der hinterwärts mit dem dritten Ventrikel in offener Verbindung steht (Fig. 2 *Ep*). So ist er meines Wissens zuerst von OSBORN ('87, Taf. XIV, Fig. 7) dargestellt worden, während die älteren Beobachter die Zirbel entweder ganz (GOETTE, '75, p. 283 f.) oder

[1] Verlag von Th. G. Fisher & Co. in Kassel.

doch in ihrem hinteren Theile (Rabl-Rückhard, '80, p. 567) solid sein lassen. Der Querschnitt des Zirbelrohres hat die Form einer Ellipse, deren größter Durchmesser in die Horizontalebene fällt. Innerhalb einer jeden Serie zeigt sich aber in so fern ein Wechsel, als das Rohr sich in kurzen Abständen bald nach links, bald nach rechts, bald nach beiden Seiten (Fig. 3) plötzlich verbreitert, was durch zwei Reihen kurzer seitlicher Blindschläuche (Fig. 3 *di*), die dicht gedrängt auf einander folgen, bewirkt wird. Dadurch nähert sich die Zirbel des Frosches dem drüsigen Bau, den sie bei den Reptilien besitzt, und auf Längsschnitten, die etwas seitwärts von der Medianebene liegen, erhält man Bilder, die lebhaft an die von Spencer ('86, Taf. XV, Fig. 7 und Taf. XIX, Fig. 41) für Hatteria und Varanus gegebenen Darstellungen erinnern.

Das Parietalorgan (Fig. 1 *P*) persistirt ungefähr in der Form, die es bei Goette, '75, Taf. XV, Fig. 285 hat, es wird also nicht solid, wie Goette selbst annahm ('75, p. 284), sondern behält die Blasenform, die ihm auch Ostroumoff ('87) und Leydig ('90, p. 450) zuschreiben. Am genauesten scheint es von Ostroumoff beobachtet worden zu sein. Wie dieser Autor, fand ich die obere, der Epidermis genäherte Wand der Blase einschichtig, die untere dagegen mehrschichtig und in der Mitte dicker als an der Peripherie.

Schon Stieda ('65) giebt an, dass die Haut oberhalb des Organs pigmentlos sei, doch erhalten sich gelegentlich immerhin einzelne Reste des Farbstoffes (Leydig, '90, p. 449); offenbar ist der Pigmentmangel durch den Druck hervorgerufen, den das Bläschen auf seine Umgebung ausübt, wie denn bei jungen Thieren die Zahl der Pigmentzellen oberhalb des Organs noch kaum vermindert ist. Im Organ selbst fehlt bei Rana esculenta das Pigment, welches nach Leydig ('90, p. 450) bei Bombinator vorhanden ist, vollständig.

Eine fettige Degeneration des Organs, wie sie von Graaf ('86, p. 192) und Leydig ('90, p. 450) konstatirt worden ist, habe ich nicht beobachtet. Statt der Rückbildung zu verfallen, wächst das Organ vielmehr im Lauf der Entwicklung bedeutend, so dass sein größter Durchmesser, der in Fig. 1 (Larve mit inneren Kiemen) etwa 0,1 mm beträgt, beim geschlechtsreifen Frosch etwa 0,25 mm ausmacht.

Ziemlich allgemein wird angegeben, dass das Organ bei Rana temporaria erheblich deutlicher sei als bei esculenta. Ich fand es jedoch bei der letzteren Form so gut entwickelt, dass ich diese vorzugsweise zur Untersuchung benutzt habe. Vielleicht ist der Grund dafür in örtlichen Abänderungen zu suchen.

Am meisten interessirte mich nun die Frage nach dem Verbleib jenes Verbindungsstranges, der sich ursprünglich zwischen dem Parietalorgan und der Spitze des definitiven Zirbelrohres ausspannt und den ich in Übereinstimmung mit GOETTE ('75, Taf. XV, Fig. 285) noch im Stadium der Fig. 1 als ein aus zarten Fasern bestehendes Gebilde nachzuweisen vermochte. Es ist bekannt, dass auch beim erwachsenen Thiere ein Strang, der seiner Lage nach auf jenen Verbindungsstrang zurückgeführt werden könnte, existirt. Er verläuft vom Parietalorgan an als ein mit bloßem Auge eben sichtbares Fädchen zwischen der äußeren Haut und dem Schädeldache nach hinten, um sich in der Ethmoidalregion am Schädel selbst zu befestigen. Es handelte sich also um die weitere Verfolgung und nähere Untersuchung dieses Fädchens.

Die bisherigen Beobachter (CIACCIO '67, LESSONA '80, GRAAF '86, LEYDIG '90) geben zwar zu, dass der Strang ganz oder theilweise aus Nervenfasern bestehe, lassen aber, mit Ausnahme von CIACCIO, die Fasern nicht in das Organ selbst eintreten. Nach GRAAF gehören die dem Organ zustrebenden Nerven dem Ramus supramaxillaris nervi trigemini an. Nach OWSIANNIKOW ('88, p. 19) geht der nervöse Verbindungsstrang frühzeitig zu Grunde.

Ich selbst habe zunächst auf Längsschnitten feststellen können, dass der Strang sich aus einem Nerven und einem ihm parallel laufenden Blutgefäße zusammensetzt, ohne erhebliche Betheiligung des Bindegewebes. Der Nerv besteht aus markhaltigen Fasern und senkt sich von unten her, entweder in der Mitte oder dem hinteren Pole des Organs genähert, in dieses ein, derart, dass er sich unmerklich in ihm verliert und es selber zu bilden scheint. Damit war die Wahrscheinlichkeit, dass der definitive Strang ein Produkt des ursprünglichen Verbindungsstranges sei, um ein Bedeutendes größer geworden.

Ich suchte alsdann den Strang weiter nach rückwärts zu verfolgen, und es gelang mir, mit aller Deutlichkeit zu zeigen, dass er den Schädel zwischen den beiden Frontalia, bald mehr, bald weniger dicht hinter dem Ethmoideum, also ungefähr über dem Lobus olfactorius, in schräger Richtung durchbohrt und sich im Inneren der Schädelkapsel bis in die Nähe des Aderhautknotens fortsetzt. Er verläuft in gerader Linie zwischen den Hemisphären des Großhirns auf der Oberseite der Dura mater, dieser eng angefügt. Ich kann nicht zweifeln, dass es sich hier um denselben Strang handelt, den WIEDERSHEIM (bei ECKER, '81, p. 12) von dem Aderhautknoten entspringen und gegen die Ethmoidalregion nadelfein auslaufen sah und den er

für Bindegewebe hält, obwohl ihm im Übrigen seine »Bedeutung nicht klar geworden«.

Weiter als bis zum Aderhautknoten des dritten Ventrikels habe ich den Strang auf Längsschnitten nicht erkennen können. Günstiger erwiesen sich Querschnitte, welche zeigten, dass er sich nun zur Seite wendet und, in die Dura mater eingebettet, den Aderhautknoten umgreift, ein wenig unterhalb der oberen Kante, welche durch die Einbiegung der Dura mater gegen den dritten Ventrikel entsteht. In meinem Falle war es die linke Seite des Aderhautknotens, die der Strang umfasste. Ich konnte denselben noch bis zur Hinterseite des Plexus, also bis in die Nähe der Zirbelspitze, im Auge behalten, da aber war es mir nicht mehr möglich, den Übertritt der Fasern in die Zirbel selber zu demonstriren.

Dessenungeachtet halte ich einen solchen Übertritt für wahrscheinlich, denn man müsste andernfalls doch erwarten, dass der Strang auch in seinen distalen Theilen Spuren der Entartung zur Schau trüge. Vielleicht kommt das zuweilen vor, da mehrfach versichert wird, dass nicht nur das Parietalorgan in seiner Ausbildung individuellen Schwankungen unterworfen sei, sondern dass auch der unpaare Strang, der es mit dem Schädel verbindet, gelegentlich vermisst werde (Graaf, '86, p. 193; Leydig, '90, p. 448 und 451). In dem oben erwähnten Falle konnte jedoch von keiner Entartung die Rede sein.

Den Verlauf des Stranges, dessen Länge 7—8 mm beträgt, habe ich auf einer der Leuckart'schen Wandtafeln dargestellt. Dieser Verlauf wird vollkommen verständlich, wenn man annimmt, dass der Strang das Produkt der ursprünglichen Verbindung zwischen dem Parietalorgan und der Zirbel sei. Das Parietalorgan, das im Stadium Fig. 1 noch auf der Grenze des Vorder- und Zwischenhirns liegt, wird in der Folge weit nach vorn geschoben, und der intracraniale Theil des Verbindungsstranges zieht sich dann bis zum Lobus olfactorius an der Oberfläche des Hirns hin. Aus der Medianebene wird er nur durch den wuchernden Aderhautknoten verdrängt, der sich über dem Hirn emporwulstet und dabei den Strang zur Seite schiebt.

Indem ich mich bemühte, die Strangfasern in die Zirbel hinein zu verfolgen, wurde ich auf ein Fasersystem aufmerksam, welches auf dem Rücken des Zirbelrohres entlang läuft und einen rundlichen Querschnitt besitzt (Fig. 2, 3 *tr.p*). Diese Fasern, die ich auf allen Längs- und Querschnitten erkennen konnte, entspringen in der Tiefe der Commissura posterior aus den dort gelegenen Ganglienzellen, von

wo sie als ein von der Umgebung deutlich unterscheidbares Bündel in der Medianlinie gegen die Zirbelbasis emporstreben (Fig. 2 *tr.p'*). Ihr Verhältnis zur Zirbel ist nicht in allen Fällen das gleiche. Manchmal sind sie von vorn herein eng mit der Wand der Zirbel verbunden; zuweilen aber treten sie selbständiger auf, so dass sie der Zirbel nur angefügt zu sein scheinen (Fig. 3); einmal sah ich sie an der Zirbelbasis als isolirten Strang frei aus der Commissur hervortreten und sich im Bogen zur Zirbel hinwenden, wo sie Anfangs in einer Rinne der oberen Wand verliefen, um sich dann erst inniger mit dem Zirbelgewebe zu verbinden. Der Strang glich völlig dem Stiel des Parietalorgans, und ich möchte annehmen, dass dieses Fasersystem, das ich in den Figuren als Tractus parietalis bezeichnet habe, wirklich die Wurzel jenes Verbindungsstranges darstellt. —

Die **Hypophysis** des Frosches setzt sich aus drei Abschnitten zusammen, von denen zwei drüsig, der dritte nervös ist.

Die beiden drüsigen, der Mundschleimhaut entstammenden Theile sind beim erwachsenen Thiere völlig getrennt (Fig. 4 *Hy*, *Hy'*), hängen aber bei jungen Fröschchen, welche die Verwandlung soeben durchgemacht haben, noch an der Hinterseite ihrer Berührungsfläche zusammen (Fig. 4, bei χ). Der untere Abschnitt ist bei Weitem der größte, er bildet jenen breiten, zungenförmigen Körper, der bei Betrachtung des Hirns von der Unterseite sogleich ins Auge fällt. Die abgespaltene obere und vordere Kante dieses Körpers repräsentirt den anderen Theil, der sich aber auch durch sein Gefüge wesentlich von dem Hauptabschnitt unterscheidet. Während der letztere nämlich ein vielfach gefaltetes, von gewundenen Spalträumen durchzogenes Organ darstellt, wird der kleinere Theil von allseitig mit einander verbundenen Zellen gebildet, so dass gar keine Falten erkennbar sind.

Da der kleinere Theil trotz seiner geringen Masse dieselbe Breite besitzt wie der größere, so steht seine Hauptachse senkrecht zur Medianebene des Thieres Das Nämliche gilt von dem nervösen Abschnitt der Hypophyse (Fig. 4 *Hy.n*), welcher den kleineren drüsigen Theil in seiner ganzen Ausdehnung begleitet und offenbar in engen Beziehungen zu ihm steht. Er liegt seinerseits der vorderen Fläche des Infundibulum dicht an, ist aber nur durch einen kurzen, medianen Stiel direkt mit ihm verbunden (Fig. 4). In diesem Stiel sieht man die Fasern aus dem Infundibulum in die Hypophysis übertreten. Einen ähnlichen, nur sehr viel längeren Strang hat BURCKHARDT ('91, p. 386) bei Urodelen beobachtet.

Breslau, September 1897.

Citirte Schriften.

BURCKHARDT, '91. Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Diese Zeitschr., Bd. LII, p. 369 ff.

CIACCIO, '67. [Citat bei LEYDIG, '90, p. 443.]

ECKER, '81. Die Anatomie des Frosches, Abth. II, Braunschweig.

GOETTE, '75. Die Entwicklungsgeschichte der Unke, Leipzig.

GRAAF, H. DE, '86. Zur Anatomie und Entwicklung der Epiphyse bei Amphibien und Reptilien. Zool. Anz., Bd. IX, p. 191 ff.

LESSONA, '80. [Citirt nach LEYDIG, '90, p. 443 f.]

LEYDIG, '90. Das Parietalorgan der Amphibien und Reptilien. Abhandl. der SENCKENB. naturf. Ges., Bd. XVI, p. 441 ff.

OSBORN, '87. The origin of the Corpus callosum. Morph. Jahrb., Bd. XII, p. 223 ff.

OSTROUMOFF, '87. [Citirt nach OWSIANNIKOW, '88, p. 19; vgl. das Referat im Jahresbericht über die Fortschritte der Anat. u. Physiol. v. HERMANN u. SCHWALBE, Bd. XVI, p. 304 ff.]

OWSIANNIKOW, '88. Über das dritte Auge bei Petromyzon fluviatilis etc. Mém. de l'Acad. Imp. des sc. de St.-Pétersbourg, VII Sér., T. XXXVI, No. 9.

RABL-RÜCKHARD, '80. Das gegenseitige Verhältnis der Chorda, Hypophysis und des mittleren Schädelbalkens bei Haifischembryonen. Morph. Jahrb., Bd. VI, p. 535 ff.

SPENCER, '86. On the Presence and Structure of the Pineal Eye in Lacertilia. Quart. Journ. of Micr. Sc., Bd. XXVII (1887), p. 165 ff.

STIEDA, '65. Über den Bau der Haut des Frosches. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. Jahrg., 1865, p. 52 ff.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXII.

Aq.S, Aquaeductus Sylvii.
bl, Blutgefäße.
C.big, Corpora bigemina, Mittelhirn.
co.po, Commissura posterior.
co.su, Commissura superior.
d.m, Dura mater.
di, seitliche Divertikel des röhrenförmigen Theiles der Epiphysis.
Ep, röhrenförmiger Theil der Epiphysis.
Ep', strangförmiger Theil der Epiphysis.
ep, Epidermis.
Hem, Region der Hemisphären.
Hy, *Hy'*, die beiden Abschnitte des drüsigen Theiles der Hypophysis.
Hy.n, nervöser Theil der Hypophysis.
Inf, Infundibulum.
L.t, Lamina terminalis.
P, Parietalorgan.
pl.ch, Plexus chorioideus.
S, häutiger Primordialschädel.
tr.p, *tr.p'*, Tractus parietalis.
V3, dritter Ventrikel (Thalamus opticus, Zwischenhirn).

Fig. 1. Oberer Theil eines Medianschnittes durch den Kopf einer Kaulquappe, vermuthlich von Rana temporaria (innere Kiemen, Hinterbeine als Stümpfe). Sublimat-Essigsäure; Boraxkarmin. Vergr. 92.

Fig. 2. Theil eines Medianschnittes durch das Gehirn von Rana temporaria. Sublimat-Essigsäure; Boraxkarmin. Vergr. 67.

Fig. 3. Theil eines Querschnittes durch das Gehirn von Rana esculenta, Mitte der Zirbel. Vergr. ca. 67.

Fig. 4. Theil eines Medianschnittes durch das Gehirn von Rana esculenta. Chrom-Salpetersäure; Boraxkarmin. Vergr. 28.

Nachschrift.

Erst als der vorstehende Aufsatz im Druck war, lernte ich die Arbeit von B. HALLER, Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane (Morph. Jahrb., Bd. XXV, 1897, p. 31 ff.), kennen. Obwohl ich in meinen Präparaten die Dinge so sehe, wie ich sie beschrieben habe, halte ich mich doch ohne weitere Untersuchungen nicht für berechtigt, den auf breiter Grundlage ruhenden Angaben HALLER's entgegen zu treten.

Breslau, 4. November 1897. F. B.

Über die periodische Abstofsung und Neubildung des gesammten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus, Hydrous und Hydrobius.

Von

Dr. C. Rengel
(Potsdam).

(Aus dem zoologischen Institute der Universität Berlin.)

Mit Tafel XXIII.

In den Jahren 1892/93 veröffentlichte BIZZOZERO eine Reihe werthvoller Aufsätze über das Epithel des Magendarmkanals einiger Wirbelthiere und Wirbellosen. In einem derselben[1] behandelte er die periodische Abstoßung und Neubildung des Mitteldarmepithels bei Hydrophilus piceus L. (Imago). Obgleich die normale Histologie des Mitteldarmes von Hydrophilus bereits vor BIZZOZERO wiederholt bearbeitet worden war (FRENZEL[2], VANGEL[3]), blieb es ihm doch vorbehalten, die eigenthümlichen histologischen Verhältnisse in der Hauptsache richtig zu deuten, die zum Theil überhaupt erst durch die Kenntnis der periodischen Degeneration und Regeneration des gesammten Epithelschlauches verständlich geworden sind.

BIZZOZERO hat den Process der Abstoßung und Neubildung des Mitteldarmepithels nicht im Einzelnen verfolgt. Er führt uns in seiner Abhandlung eigentlich nur zwei Stadien (*E* einerseits und *C*, *D*, *F*

---

[1] BIZZOZERO, Über die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. (Dritte Mittheilung.) Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XLII. 1893. Taf. VII—X.

[2] FRENZEL, Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXVI. 1885. Mit 3 Tafeln VII—IX.

[3] VANGEL, Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Verdauungsapparates des Wasserkäfers Hydrophilus piceus L. Természetrajzi Füzetek. Vol. X. 1886. Taf. V.

andererseits) in Wort und Bild vor. Auf Grund dieser Präparate hat er »eine Anschauung gewonnen«, die, wie ich gleich vorweg bemerken will, den von mir durch alle Entwicklungsphasen beobachteten Verhältnissen ziemlich nahe kommt, so dass ich die Ergebnisse BIZZOZERO's in ihren Hauptzügen zu bestätigen, im Einzelnen aber manchen abweichenden Befund zu schildern haben werde.

Weit wichtiger jedoch als diese Erweiterung der Arbeit BIZZOZERO's scheint mir die Thatsache zu sein, dass eine derartige periodische Abstoßung des ganzen Mitteldarmepithels sich nicht auf Hydrophilus piceus L. und, was ohne Weiteres zu erwarten war, seine nächsten Verwandten: Hydrous caraboides und Hydrobius fuscipes L. beschränkt, die im Bau des Mitteldarmes mit Hydrophilus übereinstimmen, sondern auch bei einer Käfergattung mit ganz anders konstruirtem Mitteldarm von mir beobachtet worden ist, nämlich bei einigen Lamellicorniern. Durch die weitere Verbreitung der angedeuteten Vorgänge gewinnen diese aber wesentlich an Bedeutung[1].

Aus diesen Gründen schien mir eine erneute Behandlung des interessanten Stoffes geboten. — Zunächst wende ich mich zu den Hydrophiliden.

I.

Histologie des Mitteldarmes von Hydrophilus. Betrachtet man Querschnitte des Mitteldarmes von Hydrophilus aus einem gewissen, später noch näher zu bezeichnenden Stadium (Fig. 4; vgl. auch FRENZEL's Abbildung a. a. O.), so findet man ein einschichtiges, das Darmlumen begrenzendes Cylinderepithel, und darunter die Membrana propria. Beide, Membrana propria und Epithelschicht, bilden in regelmäßigen Längs- und Querreihen Divertikel. Die Epithelzellen in den Divertikeln passen sich den vorhandenen Raumverhältnissen an, sie sind theils flach, theils kubisch, theils cylindrisch. Am distalen Ende jedes Divertikels findet sich ein Regenerationsherd. In diesem Stadium steht das Lumen der Blindsäckchen in direkter

[1] Eine Beobachtung, die hier noch erwähnt werden muss, machte A. SOMMER 1885 (vgl. diese Zeitschr. Bd. XLI, p. 713—715). Er berichtet, dass bei einem Insekt aus der Ordnung der ametabolen Thysanuren, bei Macrotoma plumbea mit jeder Häutung des Thieres zugleich eine Abstoßung des Mitteldarmepithels stattfinde, ohne dass er näher darauf eingeht, wie die Abstoßung des alten Epithels und die Bildung des neuen Epithelschlauches vor sich gehen. Da bei Macrotoma nach SOMMER weder Krypten noch subepitheliale Regenerationsherde im Mitteldarm vorhanden sind, ist die Art und Weise der Regeneration des Epithels nicht so ohne Weiteres klar, und liegen die Verhältnisse demnach hier wesentlich anders als bei den Hydrophiliden. — Vgl. auch Schlussnote.

Kommunikation mit dem eigentlichen Hohlraum des Darmrohres. Wir haben also das gewöhnliche Bild des Querschnittes durch einen Käferdarm, wie wir es bei Carabiden, Dytisciden, Tenebrioniden, Chrysomeliden und vielen Anderen vorfinden.

Dieser Befund entspricht aber bei Hydrophilus nur einem zeitlich sehr schnell wieder verschwindenden Übergangsstadium, nicht dem normalen Mitteldarm, d. h. dem Mitteldarm während seiner secernirenden und resorbirenden Thätigkeit.

Die verhältnismäßig enge Mündung jedes Divertikels wird durch Annäherung und Aneinanderlagerung der gegenüberliegenden Epithelzellen geschlossen, so dass nunmehr das Lumen des eigentlichen Darmrohres durch einen lückenlosen Cylinder palissadenförmiger Epithelzellen begrenzt wird. Die Lumina der zahlreichen Divertikel sind aber vom Darmlumen abgesperrt (Fig. 5). Nun sondern alle diejenigen Epithelzellen, welche den Darmhohlraum auskleiden, d. h. *nicht* auch die Epithelzellen in den Blindsäckchen, an ihrem zur Darmachse distalen Ende eine derbe Chitinmembran ab. Diese liegt also zwischen der Zellbasis und der Membrana propria. Auch die Epithelzellen, welche die Mündungen der Divertikel verlegen, nehmen an dieser Absonderung Theil, so dass dadurch ein doppelter Verschluss der Blindsäckchen gegen das Darmlumen herbeigeführt ist (Fig. 1).

Den vielen Fältchen der Membrana propria folgt auch die Chitinmembran und sichert dadurch trotz ihrer Dicke und Festigkeit dem Mitteldarme eine hinreichende Beweglichkeit. An der Mündung jedes Divertikels folgt die Chitinmembran nur eine ganz kurze Strecke der Stützlamelle, sie geht eben um den Zellpfropfen, der die Mündung des flaschenförmigen Divertikels verschließt, herum. Dadurch entsteht an dem Cylinder, den die Chitinmembran an sich bildet, jedes Mal da, wo ein Blindsäckchen aufsitzt, eine kleine kegelförmige Erhebung. Die Mantelfläche dieses kleinen, gerade abgestumpften Kegels zeigt zahlreiche von oben nach unten laufende Falten, die Bizzozero sehr passend mit den Falten einer spanischen Halskrause vergleicht. *Die ganze Chitinmembran besitzt nirgends eine seitliche Öffnung, auch nicht vor den Blindsäckchen.*

Damit haben wir das Epithel, die Chitinmembran und die Stützlamelle, wie wir alle drei in einem verdauenden Darm, d. h. für gewöhnlich antreffen.

An die Membrana propria schließt sich die Muscularis an, die

aus einer inneren, zarten Längsmuskelschicht, einer derben Lage von Ringmuskeln und einer etwas entfernt liegenden äußeren Längsmuskelschicht besteht. Die Muskelbündel können schon wegen der Darmdivertikel, zwischen denen sie sich hinziehen, keine geschlossene Muskelhaut bilden. Sie sind auch sonst nur lose an einander gereiht.

Eine den ganzen Mitteldarm einhüllende seröse Membran ist nicht vorhanden.

Ich wende mich nun kurz zu den drei in der Litteratur vorliegenden, bereits genannten Arbeiten über den Mitteldarm von Hydrophilus.

Vangel kennt die innere Längsmuskelschicht noch nicht; wohl aber beschreibt er sehr eingehend die Chitinmembran, die er für eine Intima hält. Die kleinen, kegelförmigen, den Blindsäckchen entsprechenden Erhebungen derselben sind bei ihm nach dem Lumen des Darmes vorspringende, kugelige Anschwellungen (Sphäroformationen), die Falten des Kegelmantels aber Chitinhäkchen. »Der auf diese Weise (d. h. durch die im Kreise stehenden Häkchen) begrenzte Flächenraum selbst ist von sehr feinen und nur bei 1000facher Vergrößerung wahrnehmbaren Poren durchzogen, welche mit Fuchsin behandelt in Form winziger, rother Punkte erscheinen und zur Diffundirung der Sekrete dienen, die von den einzelnen Drüsen abgeschieden werden« (a. a. O. p. 193). Nach Vangel umgiebt den Darm eine sich ihm dicht anschmiegende und an den Divertikeln der Membrana propria unmittelbar aufliegende Membrana externa, die »sehr zart und desshalb selten deutlich zu erkennen« ist. Den ganzen Darm umgiebt dann noch »eine Hüllmembran aus Bindegewebe«, welche die distalen Pole der Divertikel berührt. Eine ganz eigenartige Meinung hat sich Vangel über die Zellen gebildet, aus denen die Blindsäckchen aufgebaut sind: »Bei 300—450facher Vergrößerung erscheinen die Zellen ungefähr gleichförmig und gleichwerthig zu sein, bei 1000facher Vergrößerung kann man jedoch deutlich sehen, dass es deren eigentlich zweierlei gebe, nämlich äußere Zellen, die eine an der strukturlosen Membran sitzende Zellreihe bilden und den typischen Charakter der Epithelzellen an sich tragen, und innere Zellen, die eigentlich die ausscheidenden Drüsenzellen darstellen« (a. a. O. p. 199).

Durch einen eigenthümlichen Zufall ist Frenzel auf eine falsche Fährte gerathen. Er zeichnet, wie ich schon im Anfange meiner Abhandlung andeutete, einen Querschnitt nicht durch den normalen

Mitteldarm, sondern durch den Darm während der Epithelneubildung. Seine Abbildung entspricht etwa meiner Fig. 4. Eine Chitinmembran ist in diesem Stadium noch nicht wieder vorhanden. FRENZEL leugnet die Existenz einer Stützlamelle als einer zusammenhängenden Membran; er spricht nur von einem Geflecht faserigen Bindegewebes. Die zarte Schicht innerer Längsmuskeln ist ihm ganz entgangen.

BIZZOZERO hat endlich Licht in diese Angelegenheit gebracht. Er schildert den histologischen Befund im Wesentlichen so, wie ich ihn oben kurz skizzirt habe. Ich verweise auf die eingehende Darstellung dieses Forschers. In folgenden Punkten kann ich mich seiner Ansicht jedoch nicht anschließen:

Die kleinen kegelförmigen Erhebungen der Chitinmembran hält BIZZOZERO für offen oben und nennt sie ganz folgerichtig dann auch Trichter. Doch scheint er selbst nicht so völlig sicher in dieser Hinsicht gewesen zu sein, denn er giebt gelegentlich selber zu: »mir erschienen diese Löcher der Chitinmembran gewöhnlich durch eine dünne Schicht feinkörniger Substanz geschlossen«. Das obere Plateau des abgestumpften Kegels ist jedoch vollständig geschlossen; und das wird sich später bei der Schilderung der Epithelabstoßung als sehr wichtig erweisen. Die Chitinmembran bildet hier indessen keine Ebene im geometrischen Sinne. Kleine Vertiefungen wechseln ab mit eben solchen Erhebungen, so dass es sehr wohl zu verstehen ist, dass VANGEL durch die mikroskopischen Bilder zu der Meinung gelangte, diese kreisförmigen Areale der Chitinmembran seien siebartig durchbrochen.

Sodann kann ich den Angaben BIZZOZERO's über die subepitheliale Bindegewebsschicht nicht zustimmen. Er spricht von einem homogenen Bindegewebsstroma und schildert es (a. a. O. p. 104) folgendermaßen: »Die obere (d. i. innere) Fläche dieser Schicht erscheint in gehärteten Stücken mit einer Menge unregelmäßiger Vorsprünge versehen, die den Falten der Chitinmembran entsprechen. Die untere (d. i. äußere) Fläche sendet Ausläufer ab, welche die Membrana propria der Drüsen ausmachen, und andere Ausläufer, welche zwischen die darunter liegenden Muskelfasern dringen.« In BIZZOZERO's Figuren erscheint dieses homogene Bindegewebsstroma von beträchtlicher Stärke; die inneren Längsmuskeln liegen ganz in ihm; sie sind »in die Bindegewebssubstanz eingetaucht«. — Das Alles kann ich nicht bestätigen. Wir finden eine geschlossene Membrana propria nicht nur an den Blindsäckchen, wo sie in jedem Stadium

ganz klar erkennbar ist, sondern im gesammten Mitteldarm. Sie liegt der Chitinmembran dicht an und macht die zahlreichen Falten derselben mit, so dass es allerdings den Anschein erwecken kann, als ob proximale Erhebungen darauf säßen. Nach außen von der Membrana propria liegt die zarte Schicht innerer Längsmuskeln. Auch zwischen diesen Muskelsträngen finden sich nach meinem Dafürhalten nicht mehrzellige oder faserige Bindegewebselemente, als sonst zwischen den Muskeln eines Insektendarmes anzutreffen sind. Alle diese Verhältnisse lassen sich am besten in dem Stadium überblicken, welches Fig. 3 veranschaulicht. BIZZOZERO hat offenbar dieses Entwicklungsstadium (auch an einer anderen Stelle seiner Abhandlung zeigt sich das) nicht gesehen.

II.

Die Abstoßung und Neubildung des Mitteldarmepithels und der Chitinmembran. Vor der Abstoßung des alten Epithels sind die Darmdivertikel sehr lang. Man kann, wie schon BIZZOZERO hervorhebt, morphologisch drei Zellgruppen erkennen (Fig. 1 *a*, *b*, *c*). An den distalen Polen der Divertikel liegt ein Regenerationsherd, ein Komplex von Zellen embryonalen Charakters, meist ohne deutlich bemerkbare Zellgrenzen (*a*), in welchen karyokinetische Kerntheilungsfiguren recht häufig anzutreffen sind. Neben diesen findet sich eine Zone langgestreckter Zellen (*b*), die bei einem Querschnitt durch den Divertikel radiale Anordnung zeigen und im Mittelpunkt des kreisförmigen Querschnitts zusammenstoßen, so dass ein Lumen hier noch nicht vorhanden ist. Die dritte, bei Weitem mächtigste Zone (*c*) bildet nun das Bekleidungsepithel des Lumens im Divertikel. Diese letztgenannten Zellen sind von wechselnder Form, je nachdem die Raumverhältnisse es bedingen. Sie gleichen sonst aber vollkommen den Epithelzellen im eigentlichen Darmtractus und sind auch dazu bestimmt, diese nach ihrer Abstoßung zu ersetzen.

Das ganze Blindsäckchen hat mehr oder weniger die Form einer Birne. Die äußeren Längsmuskeln liegen zwischen denselben etwa in halber Höhe. Die benachbarten Divertikel berühren sich meist nicht. Der Hohlraum in jedem Divertikel ist etwa eiförmig und in der Regel mit einem Sekrete angefüllt, welches den proximalen Zellen (Fig. 1 *c*) entstammt.

Nun beginnt die Abstoßung der Epithelzellen, welche das Darmlumen begrenzen: die äußeren Längsmuskeln befinden sich nicht mehr zwischen den Divertikeln, sondern liegen den distalen Polen auf,

sind zuweilen sogar noch ein Stück von den Divertikeln entfernt (Fig. 2 und 3). Die einzelnen Blindsäckchen, die vorher durch die Muskelbündel getrennt waren, berühren sich nun nicht nur, sondern sind fest auf einander gepresst, so dass die bisher birnenförmigen Divertikel jetzt im Großen und Ganzen cylindrisch erscheinen. Der offenbar große Druck, unter welchem die Darmdivertikel stehen, beeinflusst natürlich auch das Sekret in ihrem Lumen. Da die Wandung nur nach einer Seite, nämlich an der Basis des Blindsäckchens nachgeben kann, wird der in den unteren Theil desselben hineinragende Kegel der Chitinmembran durch den Druck der Inhaltsflüssigkeit herausgedrängt (Fig. 2) und oft geradezu umgestülpt. Hiermit beginnt unter jedem Divertikel die Abhebung der Chitinmembran von der Membrana propria. Durch die nachdrängende Flüssigkeit werden die Anfangs im Allgemeinen kreisförmigen Areale der Loslösung immer größer, bis schließlich der letzte Kontakt der Membranen schwindet und beide durch eine Sekretschicht getrennt sind. Damit ist die Abstoßung der Chitinmembran und des alten Mitteldarmepithels beendet. So sehen wir denn in den allermeisten Fällen die losgelöste alte Epithelschicht in den ersten Stadien der neuen lose aufliegen (vgl. Fig. 6 von Hydrobius fuscipes). Die Fig. 3, welche eine ungewöhnlich große Entfernung zwischen dem alten Epithel mit der Chitinmembran und der Membrana propria zeigt, wurde gewählt, weil hier gerade in Folge des größeren Abstandes der Eintritt der neuen Epithelzellen in das Darmlumen recht deutlich hervortritt.

Mit diesen Veränderungen gehen andere morphologische Umbildungen Hand in Hand. Schon erwähnt habe ich, dass die äußeren Längsmuskeln, welche sich im normalen Darm zwischen den Divertikeln befinden, nun ganz außerhalb des Gebietes der Divertikel liegen, oder, wenn man das Verhältnis umkehrt: die Divertikel sind, aus den langgestreckten Maschen, welche die äußere Längsmuskulatur bildet, herausgezogen; sie sind proximal verschoben; ja sie sind sogar theilweise in den Binnenraum des Darmrohres hineingeschoben (Fig. 3) und zwar etwa so, wie man beim Ausziehen eines Handschuhes gelegentlich einen Handschuhfinger in den für die eigentliche Hand bestimmten Raum zum Theil hereinzieht.

Durch diese Umstülpung der Membrana propria wird der größte Theil der neuen Epithelzellen (Fig. 1 *c*) in das Darmlumen befördert und breitet sich hier auf der mesodermalen Grundlage als einschichtiges, Anfangs noch niedriges Epithel aus. Diese so gekennzeichnete

Umrollung der Membrana propria geht jedoch nicht so weit, dass alle für diesen Zweck verbreiteten Zellen in den Binnenraum des Darmes gelangen. Einen beträchtlichen Theil derselben sehen wir noch im Halse des Divertikels zurückbleiben (Fig. 4). Diese Zellen bilden alsdann den Verschluss, den Pfropfen in dem Halse des flaschenförmigen Blindsackes. Die Zellen, welche nunmehr das neue Epithel des Darmes darstellen, waren schon in dem Blindsacke sekretorisch thätig; sie hatten ja das Sekret bereitet, mit welchem der Hohlraum des noch geschlossenen Divertikels vorher angefüllt war. Sie heben sich wohl gerade desshalb in einem mit Hämatoxylin tingirten Präparat von den noch unthätigen Zellen (Fig. 4 *b*) durch eine wesentlich dunklere Färbung ab. — Das genannte Sekret ist nicht identisch mit dem Verdauungssekret. Es wird, nachdem es bei der Epithelabhebung in das Darmlumen gelangt ist, nicht mehr verändert, sondern bildet fernerhin eine dicke, der abgeschiedenen Chitinmembran aufliegende Schicht, die auch noch nach der Ausstoßung der Chitinmembran durch den After nachweisbar ist.

Fig. 5 von Hydrophilus piceus stellt ungefähr dasselbe Entwicklungsstadium dar, wie Fig. 6 von Hydrobius fuscipes. Beide Bilder zeigen uns, wie die letzten der auswandernden Zellen den Divertikelhals bereits wieder verschlossen haben. Die neue Epithelschicht ist damit fertig. Die Epithelzellen beginnen nunmehr mit der Ausscheidung einer neuen Chitinmembran. Die einzelnen Divertikel nehmen durch lebhafte Zellvermehrung an Länge bald zu. Durch diese Zelltheilung wird nun wieder die Zellgruppe *b* gebildet, denn die alte Zellgruppe *b* in Fig. 1 ist an die Stelle der ausgewanderten Zellen *c* getreten. Durch Auseinanderweichen der Zellen stellt sich auch bald wieder ein Lumen ein. So ist in kurzer Frist das Stadium der Fig. 1 wieder erreicht, und das Spiel beginnt von Neuem.

Welches sind nun die mechanischen Ursachen der Abstoßung des alten Epithels und der Einstülpung der Blindsäcke in das Lumen des Darmes?

Bizzozero sagt (a. a. O. p. 112 u. 113) anknüpfend an ein Präparat, welches ungefähr meiner Fig. 1 entspricht: »Es erfolgt nun die theilweise Ausscheidung des Drüseninhalts[1], und sie wird bewirkt sowohl durch den Druck des in den Drüsen befindlichen Schleimes als durch die Zusammenziehung der Muskeln, die in ungestümer

[1] Bizzozero ist noch der Meinung, dass die Divertikel Drüsen seien.

Weise wirken muss. Die Kontraktion der Muskeln bringt die Drüsen nahe an einander, derart, dass sie sich gegenseitig drücken. Betreffs der äußeren Längsmuskeln ist zu bemerken, dass sie ihren Druck, eben weil sie sich gewöhnlich gegen die Mitte der Drüsen inseriren, besonders auf den Inhalt der oberflächlichen Hälfte ausüben, d. h. auf jenen Theil, der herausgedrängt werden soll.« »Dieselbe Kontraktion, die das Schleimsekret aus den Drüsen gepresst hat, drängt auch die Drüsenzellen hinaus, die dieses letztere umgeben.«

Ich muss gestehen, dass ich mir aus diesen allgemeinen Wendungen eine klare Vorstellung von den mechanischen Vorgängen, um die es sich hier handelt, nicht zu bilden vermocht habe, bevor ich selbst die Untersuchung in die Hand nahm. BIZZOZERO nennt eben nur die beiden hier einzig und allein in Betracht kommenden, einzig möglichen Kräfte: den inneren hydrostatischen Druck des Sekretes in den Divertikeln und die Kontraktion der Muscularis und sagt, dass sie beide die Umwälzungen bewirken. Er hat aber nicht untersucht, wie diese beiden Kräfte überhaupt wirken k ö n n e n, wenn uns der Bau des normalen Darmes als Ausgangspunkt gegeben ist, und wie sie andererseits wieder wirken m ü s s e n, wenn das uns bekannte Ziel der Umwandlung erreicht werden soll.

Die Anordnung der Muskeln ist im Mitteldarm des Hydrophilus piceus eine ganz eigenartige. Wir finden eine der Membrana propria dicht anliegende Schicht von Längsmuskeln und unmittelbar darüber eine derbe Schicht Ringmuskeln; aber erst in beträchtlicher Entfernung von diesen Lagen folgt die äußere Längsmuskelschicht. FRENZEL macht schon auf diese sonderbare Lagerung der äußeren Längsmuskeln aufmerksam (a. a. O. p. 242). Er sagt: »Hydrophilus piceus bietet eine Menge höchst interessanter Befunde dar. Auch in Betreff der Längsmuskulatur zeigt er eine merkwürdige Eigenthümlichkeit. Während sie nämlich nach dem allgemeinen Schema der inneren Muskelschicht dicht aufliegt, ist sie hier weit davon nach außen gerückt.«

Ich will gleich hier bemerken, dass ich so reichliches, faseriges Bindegewebe, wie FRENZEL[1] es abbildet, nie und in keinem Stadium angetroffen habe. Zwischen den äußeren Längsmuskeln und den beiden anderen Muskelschichten sind verbindende Elemente nicht vorhanden. Eben so wenig ist es zutreffend, wenn BIZZOZERO (a. a. O. p. 113) sagt, dass die äußeren Längsmuskeln sich gewöhnlich gegen

[1] FRENZEL, a. a. O. Taf. IX.

die Mitte der Drüsen inseriren. Eine Insertion der Muskeln an den Divertikeln giebt es nicht. Ein Blick auf die Fig. 2 und 3 zeigt uns, dass die Divertikel vollständig aus den Maschen der Längsmuskelschicht herausgezogen werden können. Durchmustern wir die einzelnen Schnitte größerer Serien aus dem Stadium der Fig. 2 und 3, so finden wir überall dasselbe Bild; nirgends sehen wir einen innigeren Kontakt der Längsmuskelbündel oder ihrer Verzweigungen mit der Wandung eines Blindsäckchens, wie man ihn doch dem Begriffe der Insertion unterlegen muss. Im Gegentheil, die Muskelstränge ziehen in gleich bleibender Entfernung von den distalen Polen der Divertikel parallel der Darmachse hin. Übrigens würden auch die ziemlich langen, nur an einem Ende festsitzenden Divertikel einer so starken Muskulatur, wie der in Rede stehenden, bei einer mittleren Insertion nur einen ganz ungenügenden Halt bieten können.

Bei dem normalen Darm finden wir die äußeren Längsmuskelstränge zu zwei bis sechs zwischen den Divertikeln. Die so bei einander liegenden Muskelbündel sind durch bandartige Bindegewebselemente unter einander verbunden. Diese Bänder kann man am besten in den Stadien der Fig. 2 und 3 verfolgen.

Vangel muss wohl das Stadium der Fig. 2 oder 3 gesehen haben, aus seiner Abbildung ist das eben nicht zu entscheiden. Bei ihm liegen die Längsmuskeln außerhalb des Bereichs der Divertikel und sind durch eine kontinuirliche Membran verbunden. Er spricht daher auch von einer äußeren bindegewebigen Hüllmembran.

Wir haben also bei Hydrophilus piceus den recht merkwürdigen Fall, dass der Mitteldarm von einem Muskelsystem umsponnen wird, welches, abgesehen von den beiden Enden des Mitteldarmes, in keiner festen Verbindung mit diesem steht.

Die beiden inneren Muskelschichten besorgen die peristaltischen Bewegungen des Darmes. Die äußeren Längsmuskeln können schon wegen ihres Abstandes vom eigentlichen Darmrohr für die Peristaltik nicht in Betracht kommen; sie müssen also nothwendig ein anderes Arbeitsfeld haben.

Es will mir scheinen, als ob die ganze Aufgabe des äußeren Längsmukelsystems darin bestehe, dass es berufen ist, bei der periodischen Abstoßung des Mitteldarmepithels und der Hereinschiebung der Divertikel in das Darmlumen behufs Auskleidung des Mitteldarmes mit neuem Epithel eine hervorragende Rolle zu spielen. Wenn man bedenkt, dass die Erneuerung des gesammten Mitteldarmepithels in der Zeit des lebhaftesten Stoffwechsels, in der Zeit der Fortpflanzung

in Abständen von nur 36 Stunden erfolgt, so ist damit diesem Muskelsystem auch eine umfangreiche Thätigkeit zugewiesen.

Wir wollen nun versuchen, uns eine Vorstellung von den mechanischen Vorgängen zu machen, die zur Abstoßung des alten Mitteldarmepithels und zur Bildung eines neuen Epithelschlauches führen können.

Eine Betrachtung der Fig. 1 und 2 lehrt, dass bei dem ersten Beginn der Ablösung des Epithels die äußeren Längsmuskeln aus ihrer ursprünglichen Lage zwischen den Divertikeln herausgehoben werden, und dass die vorher lose an einander gereihten Divertikel nunmehr fest gegen einander gepresst sind.

Beide Veränderungen werden durch Kontraktion der Ringmuskeln bewirkt.

Durch die Kontraktion der Ringmuskeln werden die Divertikel in proximaler Richtung fortgeführt und so stark einander genähert, dass sie sich gegenseitig pressen. In Fig. 2 ist der Chitinkegel durch das Sekret bereits ins Darmlumen hinausgedrängt worden. In Folge des hydrostatischen Druckes, der in dem Hohlraum des Divertikels herrscht, dringt das Sekret zwischen Membrana propria und Chitinmembran immer weiter ein. Damit beginnt eben die Abhebung des alten Mitteldarmepithels. Dieser letzte Erfolg wäre aber ein höchst unsicherer, wenn die Chitinkegel oben offen wären, wenn sie Trichter im Sinne BIZZOZERO's bildeten. Zwei Membranen wie die Chitinmembran und die Membrana propria haften durch Adhäsion sehr fest an einander, so dass es vom Standpunkte BIZZOZERO's unverständlich bleibt, warum die Chitinmembran abgestoßen wird, und warum nicht das Sekret durch die Öffnung des Trichters hindurchfließt und die Epithelzellen allein abhebt oder sich gar zwischen den Epithelzellen hindurch einen Weg bahnt. Und selbst wenn man die Darstellung BIZZOZERO's für möglich halten wollte, welchen Zweck könnten dann die Trichteröffnungen haben, da an eine sekretorische Thätigkeit der Divertikel im Sinne der Darmdrüsen höherer Thiere gar nicht zu denken ist.

Eben so wird durch die Kontraktion der Ringmuskeln die relative Lage der äußeren Längsmuskeln verändert. Wäre das äußere Längsmuskelsystem ein starres Netzwerk, so würden die Divertikel durch die Kontraktion der Ringmuskulatur einfach aus den Maschen herausgezogen. In der That finden wir, dass die äußere Längsmuskulatur an ihrem Orte bleibt, während die Divertikel proximal bewegt werden. Da nun die äußeren Längsmuskeln kein starres

System darstellen, so muss eine Kraft vorhanden sein, die sie in ihrer Lage festhält, die sie daran hindert, sich von den proximal fortgezogenen Divertikeln mitreißen zu lassen.

In den Lücken der Muscularis und zwischen den Darmdivertikeln findet sich Leibesflüssigkeit, Blut. Wird nun die Ringmuskulatur plötzlich stark kontrahirt, so werden eben so plötzlich die Lücken zwischen den Muskelbündeln und zwischen den Divertikeln stark verkleinert. Es muss also im Augenblick der Kontraktion zwischen den Divertikeln ein distaler Blutstrom entstehen, dem sich die zwischen den Divertikeln liegenden äußeren Längsmuskeln in den Weg stellen und ihm ein um so größeres Hindernis bereiten, als zwischen ihnen auch noch bandartige Bindegewebselemente ausgespannt sind. Durch diesen nothwendiger Weise eintretenden Blutstrom werden die äußeren Längsmuskeln daran gehindert, mit den axial sich bewegenden Divertikeln mitzugehen. Sie bleiben ungefähr an ihrem ursprünglichen Platz. Die Divertikel gleiten aus den Muskelmaschen heraus.

Zunächst glaubte ich, dass sich die Richtigkeit dieser auf Grund der normalen Histologie des Mitteldarmes a priori konstruirten Vorstellung durch direkte Messung würde beweisen lassen. Der Darm muss ja doch bei der Kontraktion der Ringmuskeln dünner werden. Doch zeigte sich dieser Weg bald als wenig aussichtsvoll, da sich ja an einem Individuum nur e i n Entwicklungsstadium beobachten lässt, und da die ganzen Käfer eben so wie ihre einzelnen Organe in Bezug auf die Größe außerordentlichen Schwankungen unterworfen sind. Es sei denn, dass man von jedem Stadium die Schnitte so vieler Individuen besäße, dass man mit Mittelwerthen operiren könnte. Doch das ist sicherlich schwer zu erreichen.

Die Messung des Durchmessers der Schnitte, die auf der Tafel wiedergegeben sind, ergab folgende Resultate:

In Fig. 1 war der Darmdurchmesser 1,86 mm,
» » 4 » » » 1,22 » ,
» » 5 » » » 1,50 » .

Diese drei Werthe würden sehr gut zu Obigem passen. Aber die zwei verschiedene Stellen desselben Darmes darstellenden Fig. 2 und 3, welche bei der starken Kontraktion der Ringmuskeln den kleinsten Durchmesser besitzen sollten, ergaben 2,20 mm. Das erklärt sich indess sehr einfach dadurch, dass diese beiden Schnitte in der That von dem Darme eines außergewöhnlich großen Käfers herrühren.

Ich möchte nicht unerwähnt lassen, dass noch auf einem anderen Wege die Heraushebung der zwischen den Divertikeln liegenden

Muskelbündel möglich ist. Wird nämlich durch einseitige Kontraktion der inneren Längsmuskeln der Darm an einer Stelle gekrümmt, so können sich auf der konkaven Seite die äußeren Längsmuskeln leicht durch eigene Kontraktion aus den Spalten zwischen den Divertikeln herausziehen. Obgleich man thatsächlich zuweilen Schnitte antrifft, bei welchen die äußeren Längsmuskeln auf der einen Seite noch zwischen den Divertikeln, auf der anderen Seite schon auf diesen liegen, scheint mir dieser an sich mögliche Weg doch wenig Wahrscheinlichkeit für sich zu haben.

Sind nun die äußeren Längsmuskeln herausgehoben aus ihrer Lage zwischen den Divertikeln, so beginnen auch sie eine Rolle bei den ferneren Veränderungen zu spielen. Zunächst haben sich die vorher zwischen den Divertikeln eng zusammengedrängten Muskelstränge mehr oder weniger so neben einander gelagert, dass sie alle in einer zum Darme konaxialen Cylinderfläche liegen. Durch diese Lagerung ist die Öffnung der einzelnen langgestreckten Maschen, welche die äußere Muskulatur bildet, beträchtlich schmaler, ist das Muskelnetz an sich also dichter geworden. Die Längsausdehnung der Maschen dieses Netzes ist die bei Weitem größere; eben so stark überwiegt auch die longitudinale Komponente der Muskelkraft die cirkulare. Aber eine cirkulare Komponente ist bei diesem Längsmuskelsystem doch immer vorhanden, mag sie nun so gering sein, wie sie wolle. Das ganze System ist also sehr wohl in der Lage bei seiner Kontraktion ein festes, dicht maschiges Netz um den Darm und seine Divertikel zu bilden. Wenn auch der Druck, der dabei in proximaler Richtung auf die distalen Pole der Divertikel ausgeübt wird, wohl ein mäßiger ist, so ist doch nun die Möglichkeit vorhanden, ihn zu einem immerhin beträchtlichen zu steigern und zwar dadurch, dass die bisherige scharfe Kontraktion der Ringmuskulatur jetzt etwas nachlässt. Die Folge davon ist, dass der Darm wegen der inneren elastischen Kräfte sich wieder dehnt, dicker wird. Die einzelnen Theile der Darmwandung entfernen sich von der Darmachse. Die Divertikel aber werden durch das äußere Längsmuskelnetz festgehalten. Da giebt es keinen anderen Ausweg, als dass sich die Membrana propria mit dem sie bekleidenden neuen Epithel an der Basis der Divertikel umrollt; oder, wenn man sich das Verhältnis umgekehrt denkt, dass die Divertikel in das Darmlumen hineingeschoben werden.

So sind wir denn zu dem Stadium der Fig. 3 gelangt und wohl auch noch etwas darüber hinaus.

Fig. 4 zeigt uns die äußeren Längsmuskeln schon wieder zwischen den Divertikeln. Die vollständige Erschlaffung der gesammten Muskulatur hat den Divertikeln eine distale Bewegung möglich gemacht. Sie sind wieder in die Maschen des longitudinalen Muskelsystems »hineingewachsen«. Man sieht es in Fig. 4 den Divertikeln an, dass die zwischen ihnen liegenden Muskelstränge sie einschnüren. Dieser seitliche Druck auf den Flaschenhals drängt auch noch die letzten der Zellen, welche zur neuen Bekleidung des Darmrohres bestimmt sind, zu einem Pfropfen zusammen, so dass wir bald ein Bild wie Fig. 5 erhalten.

Damit sind die mechanischen Vorgänge abgeschlossen.

Ich wende mich nun kurz zu Hydrous caraboides und Hydrobius fuscipes, zwei Formen, die dem Hydrophilus piceus nahe verwandt sind. Der histologische Aufbau des Mitteldarmes ist für alle drei Arten der gleiche. Beachtenswerth scheint mir der Umstand zu sein, dass bei Hydrobius fuscipes im Gegensatze zu Hydrophilus piceus die innere Längsmuskulatur des Mitteldarmes sehr kräftig entwickelt ist, und dass die äußere Längsmuskelschicht im Vergleiche zu ihr schwach erscheint.

Die Vorgänge, welche die Abstoßung und Neubildung des Epithelschlauches einleiten und begleiten, sind ebenfalls für alle drei Arten dieselben.

Es erscheint genügend, wenn für einen der drei Käfer diese Periode durch Abbildung der einzelnen Entwicklungsphasen veranschaulicht wird. Von den beiden anderen Käfern steht Hydrous an Größe und Aussehen dem Hydrophilus viel näher als Hydrobius. Desshalb wählte ich für die Abbildung 6 den ferner stehenden Hydrobius. Die große Ähnlichkeit zwischen den Fig. 5 (Hydrophilus) und 6 (Hydrobius) ist evident. Die vorhandenen Unterschiede dagegen sind belanglos.

Über die Konservirungsmethoden, welche bei der Untersuchung zur Anwendung gelangten, genügen wenige Worte. Ich benutzte dieselben Reagentien wie bei meiner Arbeit über Tenebrio molitor[1]. In der Fixirung der Epithelzellen aller Entwicklungsstadien steht die HERMANN'sche Lösung in der Reihe der Konservirungsmittel oben an und ist jedem anderen durchaus vorzuziehen. Leider gilt von ihr nicht das Gleiche in Bezug auf die Muskeln.

Wie bei allen Osmiumpräparaten machte auch hier die Färbung

---

[1] Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.

der Schnitte erhebliche Schwierigkeiten. Es ist zwar bekannt, dass derartig gehärtete Stücke mit Pikrokarmin färbbar sind. Die auf diesem Wege erzielten Ergebnisse wollten mich jedoch nicht recht befriedigen. Da die Pikrinsäure das in den Präparaten niedergeschlagene Osmium theilweise beseitigt, machte ich den Versuch, die Schnitte vor der Färbung $^1/_2$ bis 1 Stunde mit koncentrirter, wässeriger Pikrinsäurelösung zu behandeln, und fand, dass dadurch thatsächlich die Färbbarkeit, namentlich der Kerne, ganz beträchtlich erhöht wurde.

Potsdam, am 1. Oktober 1897.

Während der Drucklegung der vorstehenden Arbeit erschien: A. MÖBUSZ, Über den Darmkanal der Anthrenus-Larve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. (Inaug.-Dissertation, Leipzig.) Der Verfasser hat gefunden, dass die Larven von Anthrenus verbasci L. und Dermestes lardarius L. bei jeder Häutung auch das Mitteldarmepithel in toto abwerfen.

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Buchstaben:

a, Regenerationsherd;
b u. *c*, zwei Generationen jugendlicher Epithelzellen;
E, Epithelzellen der Darmwand;
e, abgestoßenes Epithel;
ch.m, Chitinmembran;
m.p, Membrana propria;
il, innere Längsmuskeln;
r, Ringmuskeln;
al, äußere Längsmuskeln;
s, das in den noch geschlossenen Divertikeln bereitete Sekret.

Tafel XXIII.

Fig. 1—5 Schnitte durch den Mitteldarm von Hydrophilus piceus (Imago).

Fig. 1. Querschnitt durch den Käferdarm, wie dieser bei seiner verdauenden Thätigkeit, also für gewöhnlich angetroffen wird. Das Lumen jedes Divertikels ist gegen das Darmlumen erstens durch eine kontinuirliche Epithelschicht, zweitens durch eine unter jedem Divertikel sich kegelförmig erhebende Chitinmembran verschlossen.

Fig. 2. Die Abstoßung des alten Epithelcylinders und der Chitinmembran hat begonnen. Der Chitinkegel ist aus dem Halse des Dikertikels hinausgedrängt. Die äußere Längsmuskulatur, welche vorher zwischen den Divertikeln gelegen war, findet sich jetzt außerhalb des Gebietes derselben.

Fig. 3. Die Abstoßung des alten Epithels und der Chitinmembran ist vollendet. Die einzelnen Divertikel sind theilweise in das Darmlumen hineingeschoben

worden. Dadurch ist der größere Theil der neuen Epithelzellen (vgl. Fig. 1 *c*) in das Darmlumen gelangt.

Fig. 4. Die in das Darmlumen beförderten jungen Zellen haben sich bereits zu einem einschichtigen Palissadenepithel angeordnet. Die letzten dieser Zellen finden sich noch im Halse der flaschenförmigen Divertikel. Sie heben sich in tingirten Präparaten von den jungen Zellen der nächsten Generation (vgl. Fig. 1 *b*) durch dunklere Färbung ab. Die äußere Längsmuskulatur liegt schon wieder zwischen den Divertikeln. Bei diesem Schnitte, welcher durch den vorderen Theil des Mitteldarmes geführt wurde, ist der abgehobene Strang des alten Epithels nicht getroffen, weil dieser bald nach seiner Loslösung durch peristaltische Bewegungen des Darmes nach hinten geschoben, oft auch geknickt wird.

Fig. 5. Die letzten Zellen, welche zur Auskleidung des Darmrohres bestimmt sind, haben sich in der Divertikelmündung zu einem Pfropfen zusammengedrängt. Damit sind die Lumina der Divertikel wieder von dem eigentlichen Darmlumen abgesperrt. Das alte Epithel, welches allmählich resorbirt wird, ist auf diesem Schnitte getroffen.

Fig. 6. Querschnitt durch den Mitteldarm von Hydrobius fuscipes (Imago). Die hier wiedergegebene Entwicklungsphase entspricht vollständig derjenigen von Hydrophilus in Fig. 5.

Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.

IV. Die Sehorgane des Amphioxus.

Von

Dr. Richard Hesse,

Privatdocenten der Zoologie in Tübingen.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Tübingen.)

Mit Tafel XXIV.

Die Beobachtungen, auf welche sich die folgenden Ausführungen gründen, wurden im Sommer dieses Jahres an der Zoologischen Station zu Neapel gemacht. Der Aufenthalt an dieser Pflegstätte unserer Wissenschaft wurde mir durch die Freigebigkeit der Königl. Preußischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin ermöglicht. Ich benutze diese Gelegenheit, der hohen Akademie meinen tiefgefühlten Dank dafür auszusprechen.

Gelegentlich der Untersuchung eines jungen, noch ganz durchsichtigen Amphioxus von etwa 1 cm Länge fiel es mir auf, dass die Pigmentanhäufungen im Rückenmark dieses Thieres aus einzelnen kleinen Pigmentflecken von etwa gleichem Umfang bestanden (Fig. 1). Nicht wenige von diesen zeigten eine deutlich halbmondförmige Gestalt, und ich wurde dadurch lebhaft an das Aussehen der Becheraugen bei den Turbellarien erinnert. Meine Vermuthung, es könnte sich hier um ähnliche Organe handeln, wurde nur noch gestärkt, als ich eine bestimmte Anordnung dieser Haufen von Pigmentflecken erkannte, in offenbarem Zusammenhange mit der Segmentirung.

Die nähere Untersuchung dieser Gebilde auf Schnittreihen zeigte denn auch, dass meine Annahme richtig war: jeder einzelne Pigmentfleck stellt eine Pigmentschale dar, und in der Höhlung dieser Schale liegt stets eine Zelle, die sich nach der entgegengesetzten Seite in

einen Nerven auszieht, ganz wie bei Planaria torva. Die Pigmentschalen selbst sind von wechselnder Gestalt und zeigen sich dem Beschauer außerdem in sehr wechselnder Lage; daraus erklärt sich ihr ungleiches Aussehen.

Die Pigmentflecke im Rückenmark sind schon lange bekannt; aber nur wenige Forscher haben ihnen genaue Beachtung geschenkt. GOODSIR's (1) falsche Ansicht, dass ein Streifen schwarzen Pigments längs der Mitte der oberen Fläche des Rückenmarks verlaufe, wurde von JOHANNES MÜLLER (5) richtig gestellt. — STIEDA (12) sagt, die »Pigmentzellen« seien »beim lebenden Amphioxus ohne Zweifel« sternförmig; diese Angabe beruht aber, wenn ich den Text richtig deute, nur auf einem Schluss, nicht auf Beobachtung; an Chromsäurepräparaten fand er die Zellen »immer rundlich, selten eckig«; er hält sie für bindegewebig. — NÜSSLIN (8) macht die Bemerkung, dass das Pigment hier sehr oft auf dem optischen Querschnitte halbmondförmig erscheine, »wohl desswegen, weil es in der bindegewebigen Umhüllung von Ganglienzellen gelegen ist«. — Eine genauere Beachtung hat zuerst ROHON (11) diesen Pigmentflecken geschenkt. Er untersuchte sie auf Zupfpräparaten, und kam zu der Ansicht, dass hier multipolare pigmentirte Zellen vorliegen, mit einer Anzahl feiner zerbrechlicher und einem dickeren Fortsatz; der unpigmentirte Kern sollte als lichter Hof in den Zellen hervortreten. ROHON hatte offenbar die ganzen Becheraugen vor sich, hielt Pigmentbecher und Sehzelle zusammen für eine Zelle, und sah den Nervenfortsatz der Sehzelle als Hauptfortsatz dieser Zelle an. Das Bild auf Schnittpräparaten, wo das Pigment die Zelle nur oberflächlich umgiebt, schreibt er dem Einfluss der Reagentien zu. Er hält diese pigmentirten Zellen für Ganglienzellen, aus denen ein Theil der vorderen Spinalnervenwurzeln entspringen soll. — KRAUSE (4) verlegt das Pigment in die Epithelzellen des Centralkanals und glaubt in ihm eine chemische Grundlage für die Lichtwahrnehmung (»Sehblau«) sehen zu dürfen, weil es sich in Kalilauge mit blauer Farbe löst. — RETZIUS (9) endlich glaubt zwei Arten solcher pigmentirter Zellen unterscheiden zu können: die einen senden gewöhnlich nach allen Richtungen feine schmale Fortsätze aus, die sich bald verlieren; die anderen lassen nur auf einer Seite des Zellkörpers einen oder zwei Fortsätze abgehen, die sich longitudinal umbiegen und weiter verlaufen. Die letzteren Zellen seien nervöser Natur. Ich kann in meinen Präparaten nichts entdecken, was zu einer solchen Unterscheidung veranlassen könnte.

Technisches: Die untersuchten Thiere waren in Sublimat oder Sublimat-Eisessig nach LANG konservirt. Bezüglich der Färbung erhielt ich die besten Resultate mit der Eisen-Hämatoxylinfärbung nach BENDA's Vorschrift.

Die Vertheilung dieser Becheraugen, wie ich sie gleich nennen will, ist bei allen Exemplaren von Amphioxus, die ich untersucht habe, die gleiche. Sie liegen zu beiden Seiten und ventral vom Centralkanal des Rückenmarks, wie man auf Querschnitten (Fig. 3) sehen kann. In der Längsrichtung des Thieres sind sie zu Gruppen geordnet, die der Segmentirung entsprechen: sie beginnen in der Höhe des dritten Muskelsegments; diese erste segmentale Gruppe besteht jederseits aus nur zwei Augen (Fig. 2). Vom vierten Segment

ab sind die Augen viel zahlreicher, und es liegen in einer Gruppe jederseits etwa 25 Augen. Nach der Mitte zu nimmt die Zahl mehr und mehr ab und ist in der hinteren Körperhälfte viel geringer als in der vorderen; gegen das Schwanzende hin findet man häufig nur ein Auge in einem Segment, öfters gar keines. — Die segmentalen Gruppen sind durch Zwischenräume von einander getrennt, und bei jungen Thieren von etwa 1 cm Länge sind die Becheraugen eines Segmentes nochmals in zwei Abtheilungen geschieden, so dass dort zwei Gruppen auf den Raum eines Segmentes kommen (Fig. 1). Bei jungen Thieren ist die Zahl der Augen für ein Segment geringer als bei erwachsenen.

Sehr bemerkenswerth ist es, dass die Verschiebung der Segmente der rechten gegen die der linken Seite auch in der Anordnung der Augen ihren Ausdruck findet. Die Segmente der rechten Körperhälfte sind gegen die der linken etwa um die Länge eines halben Segmentes nach hinten gerückt, und dem entsprechend liegt das vordere Auge der ersten rechten Augengruppe etwa in gleicher Höhe mit dem zweiten Auge der linken Gruppe, und auch die übrigen Augengruppen sind entsprechend gegen einander verschoben. Fig. 2 zeigt dieses Verhältnis für das 3., 4. und 5. Segment.

Verfolgt man die Anordnung der Augen auf Querschnitten, so fällt es auf, dass die unter dem Centralkanal gelegenen Becheraugen stets nach unten sehen; die der linken Seite kehren ihre Becheröffnung nach oben, die der rechten Seite nach unten (Fig. 3, 4*a* und 4*b*). Während aber die Pigmentbecher der ersteren symmetrisch gebaut sind, ist bei denen der seitlich vom Centralkanal gelegenen Augen die eine Becherwandung höher als die andere, und zwar jedes Mal die der linken Seite zugekehrte, also bei den linken Becheraugen die äußere, bei den rechten die innere; daher ist die Öffnung des Pigmentbechers bei den linken nach rechts oben, bei den rechten nach rechts unten gerichtet. Auch ein horizontaler Längsschnitt (Fig. 7) zeigt, wie sehr die Richtung der Augen nach rechts überwiegt. Ausnahmslos ist diese Art der Anordnung freilich nicht; es finden sich auch nach links hin geöffnete Augen; doch ist ihre Zahl nicht beträchtlich; gleich im 3. Segmente fand ich die Augen beiderseits nach außen und genau seitlich gerichtet. — Liegen auf einem Querschnitt zwei Becheraugen auf einer Seite neben einander (Fig. 4*a* und *b*), so liegt stets das proximale mehr gegen die Bauchseite zu. Aus all diesen Verhältnissen geht hervor, dass die Augen für eine Beleuchtung von der rechten Seite her

eingerichtet sind. Lichtstrahlen, die das Thier von der linken Seite treffen, müssen für viel weniger Sehzellen wahrnehmbar sein; von den meisten werden sie durch die links gelegenen höheren Pigmentwände des Bechers abgehalten.

Sicherlich ist es höchst merkwürdig, dass bei einer allgemeinen Symmetrie in der Lage der Becheraugen — zu beiden Seiten und unterhalb des Centralkanals — durch die Anordnung der Blendvorrichtungen eine Asymmetrie herbeigeführt wird derart, dass die eine Seite für die Lichtwahrnehmung besonders begünstigt wird. Es drängt sich der Gedanke auf, diese Asymmetrie sei eine Folge davon, dass der Amphioxus, wenn er auf dem Sande ruht, stets auf einer Seite liege, in diesem Falle also auf der linken. Die Wanderung der Augen bei den Schollen wird ja durch die gleiche Ursache veranlasst. Die Zählungen jedoch, die Herr Dr. List in Neapel freundlichst für mich ausführte, bestätigen diese Annahme nicht; er fand, dass bei den Thieren, die über Nacht in einem Becken untergebracht waren, 33 auf der rechten, 27 auf der linken Seite lagen; andere Zählungen ergaben 11 auf der rechten und 11 auf der linken oder 13 auf der rechten und 14 auf der linken Seite. Es wird also keine Seite vor der anderen bevorzugt. — Ein Zusammenhang zwischen der asymmetrischen Anordnung der Augen und den Lebensgewohnheiten lässt sich also beim Amphioxus vorerst nicht erkennen.

Die unverändert symmetrische Lage der unter dem Centralkanal gelegenen Augen muss zunächst überraschen. Doch wird sie erklärlich dadurch, dass für diese Augen eine besondere Verwendung wahrscheinlich ist: wenn der Amphioxus im Sande vergraben liegt, kehrt er die Bauchseite mit dem ventral gelegenen Munde nach oben. Einmal wird nun durch dünne Lagen von Sand das Licht eindringen; dann aber streckt auch das Thier sein Vorderende bisweilen etwas aus dem Sande hervor, wie ich wenigstens an den in einem Gefäße gehaltenen Stücken beobachten konnte. Bei dieser Lage mit aufwärts gekehrter Bauchfläche werden die ventrad gerichteten Augen voll vom Lichte getroffen.

Eine genaue histologische Untersuchung der Pigmentbecher und der zugehörigen Sehzellen zeigt Folgendes: der Pigmentbecher besteht, wie bei vielen Planarien, aus einer Zelle; diese ist schalenförmig gewölbt und ihr ganzer Körper ist dicht mit schwarzbraunen Körnchen erfüllt. Der Kern ist nicht immer deutlich zu sehen, doch beobachtete ich ihn hin und wieder (Fig 6 und 7 *pk*): er ist pigment-

frei, liegt an der konvexen Seite des Pigmentbechers und bewirkt dort eine geringe Vorwölbung des Zellrandes.

Die Sehzelle füllt mit ihrem einen Theil den Hohlraum der Pigmentschale aus; der andere Theil liegt außerhalb der Schale. Der erstere entspricht in seiner Gestalt den Formen der Pigmentschale. Der letztere stellt etwa einen geraden oder schiefen Kegel vor und zieht sich in einen Nervenfortsatz aus, der sich häufig eine Strecke weit zwischen die Fasern des Rückenmarks verfolgen lässt; außerdem erscheinen hier vereinzelt am Zellkörper Zacken oder Ecken, und man könnte vermuthen, dass von diesen feine Fasern ausgingen wie bei multipolaren Ganglienzellen; doch konnte ich nie solche Fortsätze mit Sicherheit beobachten. In dem außerhalb des Pigmentbechers gelegenen Abschnitt liegt auch der mittelgroße kuglige Zellkern, meist nahe an der Abgangsstelle des Nervenfortsatzes.

So weit die Sehzelle vom Pigmentbecher umschlossen ist, erscheint ihr Rand auf Schnitten dunkler gefärbt; bei genauem Zusehen ergiebt sich, dass hier das Plasma in kleinen Stiftchen angeordnet ist, die dicht neben einander senkrecht zur Zelloberfläche stehen; hier und da kann man auch sehen, dass die Stiftchen sich in ein feinstes Fäserchen fortsetzen, das sich aber schnell im Fasergewirr des Zellleibes verliert. Dieser Stiftchensaum schließt sich nicht eng an die Wand des Pigmentbechers an, es findet sich vielmehr stets ein schmaler heller Zwischenraum zwischen beiden, und dieser erscheint nicht selten ausgefüllt mit feinen hellen Fäserchen, die in der Verlängerung der Stiftchen zu stehen scheinen. Es wäre nicht undenkbar, dass dieser Raum durch Schrumpfung der Sehzelle entstanden ist, und dass die Fäserchen dann auch nichts weiter als Kunstprodukte wären. Jedoch Bilder, wie das in Fig. 8 *b* wiedergegebene, sprechen wohl gegen diese Auffassung; denn wäre der gleichmäßig breite helle Raum an der Innenwand des Pigmentbechers durch Schrumpfung entstanden, so müsste der schmale, dem Bechergrund zunächst gelegene Theil der Sehzelle verhältnismäßig viel mehr geschrumpft sein als der breitere, der nahe der Becheröffnung liegt, und das ist unwahrscheinlich.

Maße: Die Becheröffnung eines Auges aus dem dritten Segment misst im Lichten 14,5 μ, die Tiefe des Bechers beträgt 6 μ, der Durchmesser des Kernes 5,3 μ. Bei den unter dem Centralkanal des Rückenmarks gelegenen Augen sind die Ausmaße des Pigmentbechers noch ein wenig größer.

Die eben beschriebenen Organe gleichen ihrem Bau nach durchaus den Augen von Planaria torva: eine nach der einen Seite in

einen Nervenfortsatz ausgezogene Zelle ist mit ihrem anderen Theile in einem einzelligen Pigmentbecher geborgen; sie trägt, so weit sie im Pigmentbecher steckt, einen Stiftchensaum. Wenn hier die Stiftchen, wie es scheint, noch in ein helles Fäserchen verlängert sind, so ließe sich das mit den Verhältnissen bei Drepanophorus vergleichen, wo die stark färbbaren »inneren Stiftchen« sich ebenfalls noch in helle »äußere Stiftchen« fortsetzen, wie ich (2) es beschrieben habe.

Man kann bei so weitgehender Ähnlichkeit im Bau unbedenklich die gleiche Funktion für beide Organe annehmen, und so die »Pigmentflecken« im Rückenmark von Amphioxus für Becheraugen erklären. Dies um so mehr, als Augen von ähnlichem Bau außerordentlich weit verbreitet in der Thierreihe vorkommen: sie finden sich außer bei den Plathelminthen auch im Gehirn und unter der Epidermis zahlreicher Polychäten und bei den Trochophoralarven; wahrscheinlich sind auch die Augen der Räderthiere und Nematoden hierher zu rechnen.

Der Pigmentfleck, der am Vorderende des centralen Nervensystems des Amphioxus gelegen ist, wurde früher vielfach als Auge angesehen, und auch jetzt noch findet sich diese Angabe in den Lehrbüchern. Doch ist durch Nüsslin (8), Rohon (11) und Kohl (3) die Unhaltbarkeit einer solchen Annahme zur Genüge dargethan. Ein Gebilde, das sich mit einem Becherauge vergleichen ließe, konnte ich an dieser Stelle nicht finden.

Die physiologischen Versuche über die Lichtempfindlichkeit von Amphioxus können die obigen Ergebnisse der morphologischen Untersuchung nur bestätigen. Solche Versuche wurden zunächst von Nüsslin (8) und Anderen vorgenommen; die zahlreichsten hat Nagel (7) angestellt, und ich bin bei meiner Nachuntersuchung fast in allen Punkten zu den gleichen Ergebnissen gekommen. Wenn man ein Gefäß, in dem sich eine Anzahl Amphioxus befinden, durch einen undurchsichtigen Deckel verdunkelt und nach einiger Zeit den Deckel abhebt, so dass das diffuse Tageslicht auf die Thiere einwirkt, so fahren diese unter heftiger Bewegung aus ihrer Ruhelage auf und schwimmen lebhaft herum; Kontrollversuche zeigen, dass dies nicht etwa durch eine Erschütterung bewirkt wird. Daraus geht sicher hervor, dass Amphioxus überhaupt lichtempfindlich ist. Dieselbe Wirkung tritt ein, wenn man den beschriebenen Versuch mit Thieren macht, denen das Vorderende einige Millimeter weit abgeschnitten ist; es muss sich also in dem kopflosen Rumpf noch Lichtwahrnehmung finden. Nagel giebt ferner an, dass von halbirten Lanzettfischchen beide Hälften noch prompt auf Lichtreiz reagiren. Bei

meinen Versuchen sah ich nur die Vorderenden bei Belichtung krampfhafte zitternde Bewegungen ausführen, die Hinterenden dagegen blieben ruhig liegen. Es liegt mir fern, auf Grund hiervon NAGEL'S Angabe zu bezweifeln; kleine Ungleichheiten, etwa in der Frische der verwendeten Thiere, können die Verschiedenheit des Erfolges bewirkt haben. Jedenfalls geht aus meinen Versuchen hervor, dass bei den hinteren Hälften die Reaktion auf Lichtreiz viel schwächer sein muss. Alle diese Versuche finden in den angeführten morphologischen Befunden ihre hinreichende Erklärung, der letztere speciell darin, dass in der hinteren Hälfte des Thieres die Zahl der Augenpunkte bei Weitem geringer ist als in der vorderen.

Mit der Auffindung von Becheraugen im Rückenmark von Amphioxus sind natürlich alle früheren Hypothesen über das Zustandekommen der Lichtempfindung bei diesem Thiere hinfällig geworden: NÜSSLIN'S (8) mit viel Zurückhaltung vorgetragene Ansicht, »dass wir in dem differenzirten Nervenendapparat der Kopfflosse den Sitz für die . . . Lichtempfindung zu suchen haben«, besteht eben so wenig zu Recht, wie W. KRAUSE'S (4) allzu kühne Hypothese, dass der »in den Epithelien des Centralkanals« enthaltene Farbstoff ein »Sehblau« vorstelle, oder wie NAGEL'S (7) Panacee, die Annahme von Wechselsinnesorganen.

Freilich ist mit unserem Befunde auch die Hoffnung geschwunden, beim Amphioxus ein Sehorgan zu entdecken, das sich mit dem Wirbelthierauge homologisiren ließe. Eine phylogenetische Bedeutung dieser Becheraugen lässt sich einstweilen nicht erkennen. Jedenfalls ist es von Interesse, dass die Sehorgane bei diesem Thiere im centralen Nervensystem liegen, wo sie bei den Vorfahren der Vertebraten auch gelegen haben müssen. Die weite Verbreitung dieser Art von Becheraugen, wie wir sie hier finden, regt allerdings zu mancherlei Überlegungen an; ich muss mir dieselben aber bis zum Schlusskapitel dieser Aufsatzreihe aufsparen[1].

---

[1] Ich möchte nicht versäumen, ein Versehen gut zu machen, das mir im dritten Theile dieser Reihe von Untersuchungen (Über die Augen der Hirudineen, diese Zeitschr. Bd. LXII, 1897) untergelaufen ist. Ich habe dort übersehen, dass APÁTHY in seinem Vortrag auf dem Leydener Zoologenkongress (Compte rendu dieses Kongresses p. 132 ff.) die nervöse Natur der »großen hellen Zellen« des Hirudineenauges in zweifelloser Weise dargethan hat; er giebt dort zugleich Andeutungen über den feineren Bau dieser Zellen, insbesondere über das Verhalten der »nervösen Primitivfibrillen« in denselben, die weit über das hinausgehen, was ich über die Histologie dieser Gebilde beibringen konnte.

Verzeichnis der angeführten Werke.

1. J. GOODSIR, On the Anatomy of Amphioxus lanceolatus. in: Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Vol. XV, pars I. 1841.
2. R. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. II. Die Augen der Plathelminthen. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1897.
3. C. KOHL, Einige Bemerkungen über Sinnesorgane des Amphioxus lanceolatus. in: Zool. Anzeiger, 13. Jahrg. 1890. Nr. 332.
4. W. KRAUSE, Die Retina. II. Die Retina der Fische. — Amphioxus lanceolatus. in: Internat. Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. V. 1888.
5. JOH. MÜLLER, Über den Bau und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lubricum Costa, Amphioxus lanceolatus Yarrell. in: Abhandlungen der königl. Akad. der Wissensch. zu Berlin, aus dem Jahre 1842.
6. W. MÜLLER, Über die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere. in: Beiträge zur Anatomie und Physiologie als Festgabe für C. LUDWIG. 1874.
7. W. NAGEL, Der Lichtsinn augenloser Thiere. 1896.
8. O. NÜSSLIN, Zur Kritik des Amphioxusauges. Diss. Tübingen 1877.
9. G. RETZIUS, Biologische Untersuchungen. Neue Folge. Bd. II. 1891.
10. E. ROHDE, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem von Amphioxus lanceolatus. in: Zoolog. Beiträge, herausg. von SCHNEIDER. Bd. II.
11. J. V. ROHON, Untersuchungen über Amphioxus lanceolatus. in: Denkschriften d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien 1882.
12. L. STIEDA, Studien über Amphioxus lanceolatus. in: Mémoires de l'Acad. de St. Pétersbourg. VII. Série. Tome XIX. No. 7. 1873.

Erklärung der Abbildungen.

ch, Chorda dorsalis;
ck, Centralkanal des Rückenmarks;
h, hinten;
l, links;
pk, Kern des Pigmentbechers;
r, rechts;
rm, Rückenmark;
sti, Stiftchenbesatz;
v, vorn;
III, *IV*, *V*, 3., 4., 5. Muskelsegment.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Pigmentflecke im Vorderende des Rückenmarks bei einem jungen (8 mm langen) Amphioxus, über und vor den Kiemenspalten. Vergr. 300fach.

Fig. 2. Horizontaler Längsschnitt durch das Vorderende eines erwachsenen

Amphioxus, das Rückenmark mit den Becheraugen im *III.*, *IV.* und *V.* Segment zeigend. Aus einer Anzahl auf einander folgender Schnitte kombinirt. Vergr. 90fach.

Fig. 3. Querschnitt durch das Rückenmark von Amphioxus, in der Gegend des fünften Segments. Vergr. 250fach.

Fig. 4 *a* und *b*. Theile eines Schnittes wie voriger, die Anordnung der Augen um den Centralkanal des Rückenmarks zeigend. Vergr. 350fach.

Fig. 5. Unterer Theil eines dorsoventralen Längsschnittes durch das Rückenmark von Amphioxus, seitlich vom Centralkanal. Vergr. 350fach.

Fig. 6. Unterer Theil eines dorsoventralen Längsschnittes durch das Rückenmark von Amphioxus, den Centralkanal treffend. Vergr. 350fach.

Fig. 7. Horizontaler Längsschnitt durch das Rückenmark von Amphioxus, den Centralkanal und die seitlich von ihm gelegenen Augen zeigend. Vergr. 400fach.

Fig. 8 *a* und *b*. Schnitte durch Augen von Amphioxus lanceolatus; *a*, durch ein unter dem Centralkanal gelegenes, *b*, durch ein seitlich vom Centralkanal gelegenes Auge. Vergr. 800fach.

Zur Systematik der Hydroiden.

Von

Kristine Bonnevie

Christiania.

Mit Tafel XXV—XXVII und einer Figur im Text.

Im Sommer 1896 wurde mir aufgetragen das Material von Hydroiden zu untersuchen, welches von der norwegischen Nordmeer-Expedition heimgebracht war. Diese Untersuchung ist jetzt in Betreff der athekaten Hydroiden zu Ende gebracht worden. Zum Vergleich und zur Hilfe bei der Bestimmung ist mir von Prof. Collett die Sammlung von Hydroiden, die der Universität in Christiania gehört, überlassen worden, und ich habe theils in dieser, theils und besonders unter den Hydroiden der Nordmeer-Expedition Arten gefunden, die früher nicht beschrieben sind. Einige derselben besitzen Eigenthümlichkeiten, welche von Bedeutung für die Systematik der Hydroiden sind, und ich halte es desshalb für geboten, eine vorläufige Mittheilung über diese neuen athekaten Hydroiden zu geben, noch ehe der gesammte Bericht über die Hydroiden der Nordmeer-Expedition vorliegt.

Ehe ich zur Beschreibung der Arten übergehe, schicke ich einige Bemerkungen über die Systematik der Hydroiden und über das Princip, das ich bei der Darstellung zu befolgen für geboten erachte, voraus.

Ein ganz genügendes System der Hydromedusen ist wohl kaum aufstellbar, so lange unsere Kenntnis vom Lebenscyklus der einzelnen Arten so unvollständig ist, wie es jetzt der Fall ist; denn wenn das System ein wirklich natürliches werden soll, das auf mehr als auf einzelne äußere Kennzeichen gebaut ist, so muss vor Allem Rücksicht auf die komparative Anatomie gefordert werden, und es folgt von selbst, dass eine solche schwerlich genommen werden kann, wenn man von vielen Arten nur die eine der zwei Formen, Polypen oder Meduse, worunter sie auftreten, kennt.

Die Aufgabe wird leichter bei denjenigen Arten, deren Gonophoren sich nicht zu freien Medusen entwickeln, und es ist allmählich das Princip bei den Klassifikationen geltend gemacht worden, dass in jeder größeren Gruppe eine scharfe Grenze gezogen wird zwischen solchen Arten, die sessile Gonophoren haben, und solchen, deren Gonosom eine freie Meduse ist.

Aus dem Material, das ich für meine Untersuchung über die athekaten Hydroiden benutzt habe, habe ich einige neue Arten der Tubularidae und Corymorphidae gefunden und die Eigenthümlichkeiten dieser Arten liegen wesentlich im Bau der Gonophoren.

Wenn ich sie mit den früher bekannten zusammenstelle, so zeigt es sich, dass es unter den Tubulariden Arten giebt, deren Gonosome sind: 1) Gonophor ohne Radialkanäle, 2) Gonophor mit einem, zwei, vier oder mit einer variirenden Anzahl von Radialkanälen, 3) freie Medusen mit vier Radialkanälen und einem Tentakel und 4) freie Medusen mit vier Radialkanälen und vier Tentakeln.

Unter den Corymorphidae giebt es Arten, deren Gonosome sind: 1) eine einfache Ausstülpung des Ektoderms und Entoderms, 2) eine neue Form von Gonophoren, wo die Generationselemente von einer ektodermalen und entodermalen Zellenschicht bedeckt sind, 3) gewöhnliche Gonophoren mit vier rudimentären Radialkanälen, 4) eine vollentwickelte Meduse, die sich nicht losreißt, 5) eine freie Meduse mit vier Radialkanälen und einem Tentakel und 6) eine freie Meduse mit vier Radialkanälen und vier Tentakeln.

Dass es eine ganze Reihe verschiedener Formen von Gonophoren bei Arten giebt, deren Polypen sie unbedingt nahe zusammenstellen, deutet darauf hin, dass der Bau der Gonophoren nicht in erster Reihe zur Grundlage der Eintheilung gemacht werden kann. Es ist eine ganz willkürliche Grenze, die man zieht, wenn man eine eigene Familie aus den Arten bildet, welche freie Medusen haben, und alle die übrigen zu einer anderen zusammenrechnet.

Von vergleichend-anatomischem Gesichtspunkte aus besteht kein größerer Unterschied zwischen solch einer freien Meduse und einem medusoiden Gonophoren, dessen Gefäßsystem voll entwickelt ist, als zwischen diesem und einem solchen, der gar keine Radialkanäle besitzt.

Agassiz (1) hat dies gesehen und hat ein neues Genus für jede einzelne Form aufgestellt. Allman (2) hat aber wieder dieselben zusammengestellt und nur den früher erwähnten Unterschied zwischen

Hydroiden mit freien Medusen einerseits und Hydroiden mit sessilen Gonophoren andererseits beibehalten.

Später (4) hat ALLMAN die athekaten Hydroiden nach einem neuen Princip eingetheilt, indem er in erster Reihe berücksichtigt, ob der Polyp allein oder in Kolonien vorkommt, und ob der Perisark von einer Coenosarkschicht bedeckt ist oder nicht. Diesen Verhältnissen gemäß theilt er sie in Legionen ein, die mehrere Familien umschließen. Innerhalb der Familien hat er zum Theil sein früheres Princip verlassen, indem er z. B. Tubularia mit sessilen Gonophoren und Hybocodon, deren Gonophore sich zu freien Medusen entwickeln, zu einer Familie, den Tubularidae, vereinigt.

Dieses sein neues System ist meiner Meinung nach keine Verbesserung in der Klassifikation der Hydroiden; es bringt sehr nahestehende Arten, wie z. B. Tubularia und Corymorpha in verschiedene Legionen, während Arten, die so verschieden sind wie Clava, Coryne, Eudendrium und Tubularia zu einer gerechnet werden.

LEVINSEN (7) hat Einwendungen gegen ALLMAN's System gemacht und hat in Betreff der athekaten Hydroiden alle diejenigen, deren Tentakel in einem Kreise stehen, zu einer Familie, den Bougainvillidae, zusammengerechnet ohne Rücksicht auf ihre Gonophoren zu nehmen.

Nach meiner früheren Erwähnung über den Bau der Gonophoren bei einander nahestehenden Polypen halte ich es für zweckmäßig in der Systematik der Hydroiden das Princip durchzuführen, welches LEVINSEN schon eingeführt hat, nämlich, dass man bei der grundlegenden Gruppirung in Familien ausschließlich auf die Form der Polypen Rücksicht nimmt. Dann kommt, in zweiter Reihe, bei der Eintheilung in Genera, der Bau des Gonosoms in Betracht — aber nicht in der Weise, dass die freien Medusen von den sessilen getrennt werden, sondern dass man die Formen zu verschiedenen Genera sondert, deren Gonophoren ihrer Anlage und ihrem inneren Baue nach verschieden sind, so z. B. Sporosac und Medusoid.

Wenn ich jetzt dazu übergehe die bisher unbekannten Arten, die sich in meinem Materiale vorfanden, zu beschreiben, so geschieht das in dem Bewusstsein, dass die Beschreibung der verschiedenen Arten nicht gleich umfassend, und dass sie bei mehreren Arten leider ziemlich mangelhaft ist. Ich habe nämlich öfters nur ein Exemplar zur Verfügung gehabt, und dies oft sehr schlecht konservirt, und ich habe bei der Untersuchung jeder Art so viel oder so wenig

mitgenommen, als es mir zu beobachten möglich war, ohne einen bestimmten Plan durchzuführen.

Die neuen Arten der Nordmeer-Expedition werden im Bericht über die Hydroiden derselben eingehender behandelt.

Verzeichnis über die unten beschriebenen neuen Genera und Species:

Fam. Tubularidae.

Gen. Tubularia Lin.
T. variabilis n. sp.
T. asymmetrica n. sp.
T. obliqua n. sp.
T. cornucopia n. sp.

Gen. Lampra n. gen.
L. Sarsii n. sp.
L. purpurea n. sp.
L. atlantica n. sp.

Gen. Gymnogonos n. gen.
G. crassicornis n. sp.

Fam. Bougainvillidae.

Gen. Eudendrium Ehrh.
E. stratum n. sp.
E. planum n. sp.

Gen. Hydractinia v. Ben.
H. allmanii n. sp.
H. ornata n. sp.
H. humilis n. sp.
H. minuta n. sp.

Fam. Myriothelidae.

Gen. Myriothela Sars.
M. mitra n. sp.
M. minuta n. sp.
M. verrucosa n. sp.
M. gigantea n. sp.

Fam. Corynidae.

Gen. Coryne Gaertn.
C. hincksii n. sp.
C. longicornis n. sp.

Ich habe mir erlaubt einige dieser Arten nach den Professoren Allman, Hincks und Sars zu benennen, deren ausgezeichnete Arbeiten über die Hydroiden Jedem, welcher sich mit der Systematik dieser Gruppe zu befassen hat, von größtem Nutzen sind.

Außer diesen neuen Arten erwähne ich noch folgende früher bekannte Arten, zu deren Diagnosen ich einige Zusätze machen kann:

Corymorpha glacialis Sars.
C. sarsii Stenstr.
Eudendrium annulatum Norman.
E. vaginatum Allm.
Bougainvillia v. benedenii.
(Syn. Eudendr. ramosum v. Ben.)
Hydractina sarsii.
Syn. Stylactis sarsii (Allm.).
Coryne ramosa Sars = C. pusilla Gaertner.

Fam. Tubularidae.

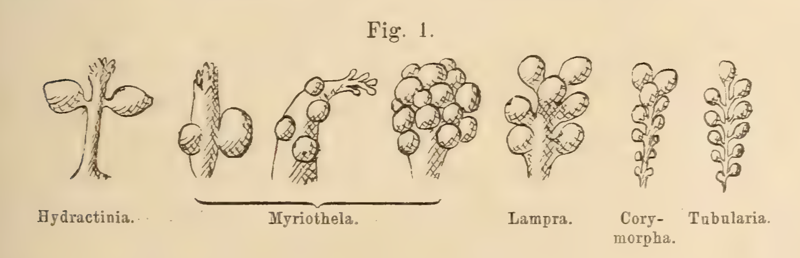
Athekate Hydroiden mit wohl entwickeltem Hydrocaulus, mit einem Perisark bekleidet. Der Hydranth hat fadenförmige Tentakel in zwei Kreisen. Die Gonosome haben ihren Ursprung vom Hydranthen und bilden einen Kreis zwischen den zwei Reihen von Tentakeln.

Nach obenstehender Diagnose umfassen die Tubularidae folgende der früher aufgestellten Familien[1]: Tubularidae, Corymorphidae und Monocaulidae. Von diesen bleiben die zwei ersten als Genera bestehen, während die Monocaulidae unter der Gattung Corymorpha rangiren. Zwei neue Genera habe ich für einige Arten aufgestellt, deren Gonophoren einen eigenthümlichen Bau besitzen. Dann enthält die Fam. Tubularidae vorläufig folgende vier Genera: Tubularia, Corymorpha, Lampra und Gymnogonos.

Die drei ersten dieser Genera sind einander sehr ähnlich im Baue des Hydranthen, mit einem proximalen Kreis langer, einem distalen Kreis kurzer Tentakel und die Gonophoren in einem Kreis zwischen diesen angeordnet. Die Gonophoren treten in blasenähnlichen Gruppen auf, rings um Stiele, die ganz dünn sind, oder ein größeres oder kleineres Lumen haben.

Es zeigt sich durch das Vergleichen mit anderen Arten, dass diese Stiele der Gonophorenblasen umgebildete Blastostyle sind. Wenn man vom Blastostyl z. B. der Hydractinia ausgeht und dar-

Fig. 1.



auf die Gonophorengruppe der Myriothela, der Lampra, Corymorpha und Tubularia betrachtet, so ergiebt sich deutlich, dass diese alle im Grunde dieselbe Bildung sind (siehe Fig. 1).

[1] In derselben Bedeutung, die von ALLMAN in: »Rep. on the Hydroida dredged by Challenger« angegeben ist.

Das vierte Genus unterscheidet sich von den übrigen nicht allein durch den Bau der Gonophoren, sondern auch dadurch, dass diese ihren Ursprung vom Hydranthen selbst ohne irgend eine Blastostylbildung haben, und weiter noch durch einige eigenthümliche Organe, die sich am Übergang zwischen dem Hydranthen und Hydrocaulus vorfinden — Organe, die auch bei Corymorpha annulicornis Sars vorkommen, welche aber, wie bekannt, sonst niemals bei Hydroiden beobachtet worden sind.

Die zwei ersten Genera, Tubularia und Corymorpha haben medusoide Gonophoren, welche bei einigen Arten sich zu freien Medusen entwickeln, während die Gonophoren der Genera Lampra und Gymnogonos von einer eigenthümlichen Form sind.

Vergleicht man einen Querschnitt vom Gonophor einer Lampra-Art mit einem ähnlichen Schnitt von Gonophoren der Corymorpha glacialis oder irgend einer anderen Hydroide mit medusoiden Gonophoren, so sieht man gleich einen wesentlichen Unterschied. Durch Verfolgung der verschiedenen Zellenschichten, die an einem solchen Schnitt sichtbar sind, von innen nach außen, sieht man bei Corymorpha glacialis: zu innerst eine entodermale Zellenschicht (Spadix) von einem Kreise mit Generationselementen umgeben. Darauf, nach einem Zwischenraum, zuerst eine ektodermale Schicht, dann eine oder zwei entodermale Schichten mit oder ohne Radialkanälen und schließlich wieder eine ektodermale Zellenschicht. Dagegen findet man an Querschnitten von Gonophoren der Lampra nur folgende Zellenschichten: zu innerst Entoderm, dann Generationselemente, darauf ohne Zwischenraum eine entodermale und eine ektodermale Zellenschicht. Gonophoren mit einer ähnlichen Entwicklung kommen bei Myriothela vor, und Allman (3) hat sie bei diesem Genus beschrieben und abgebildet. Er rechnet sie zu den »simple sporosacs«. Sowohl ihrer Anlage als ihrem Baue nach scheiden sie sich aber von diesen. Angelegt werden sie auf dieselbe Weise wie die medusoiden Gonophoren unter Entwicklung eines »Glockenkerns«. Statt aber das Entoderm vor sich her zu schieben, wodurch dieses sich einbuchtet und in einer doppelten Schicht zwischen die zwei ektodermalen Schichten zu liegen kommt, wandert der Glockenkern in das Entoderm hinein. Auf diese Weise bleibt nur eine einfache Schicht des Entoderms zwischen den Ektodermschichten liegen. Während die eingewanderten Ektodermzellen (der Glockenkern) im medusoiden Gonophor sich in zwei Schichten spalten,

von welchen die eine sich dicht an den Spadix anlegt und zum Sitz der Generationselemente wird, während die andere die der Subumbrella entsprechende Zellenschicht bildet, findet hier keine solche Spaltung statt; die eine Ektodermalschicht mit Generationselementen füllt den ganzen Zwischenraum zwischen dem Spadix und der äußeren Wand des Gonophoren aus, und man findet in Folge dessen an Querschnitten die oben erwähnten Zellenschichten.

Für Gonophoren dieses Baues schlage ich die Benennung pseudomedusoid vor.

Das vierte Genus Gymnogonos besitzt Gonophoren, die einen sehr primitiven Bau haben, denn sie bestehen nur in einer einfachen Ausbuchtung der ektodermalen und entodermalen Schichten des Hydranthen. Die Generationselemente werden hier im Ektoderm, wo sie ohne irgend eine andere Bedeckung als eine einfache Schicht Pflasterepithelzellen liegen, gebildet. Ich schlage für diese Form die Benennung styloide Gonophoren vor.

Gen. Tubularia.

Der Hydrocaulus mit chitinösem Perisark bekleidet. Medusoide Gonophoren (theils freie Medusen) werden aus blasenähnlichen Blastostylen entwickelt. Kommt in der Regel in Kolonien vor.

Tubularia variabilis n. sp. (Taf. XXV, Fig. 12).

Der Hydrocaulus besteht aus einer Vereinigung nicht verästelter Tuben, die unten mit einander verflochten sind. Die Höhe ist ca. 15 cm, der Querschnitt der Tuben ist unten ca. 1 mm, während sie am oberen Ende 2—3 mm im Querschnitt haben. Eine deutliche Längsstreifung wird an ihnen wahrgenommen. Ein Kragen wird am oberen Ende nicht gebildet. Die Hydrorhiza besteht aus einer verwickelten Masse stark verästelter Tuben. Der Hydranth hat ca. 30 proximale, 2 cm lange Tentakel, welche in einem Kreise stehen, während die distalen Tentakel in mehreren, nicht scharf getrennten Kreisen rings um den Mund aufsitzen. Dieselben sind ca. 3 mm lang.

Gonophoren werden von 12—17 Blastostylen, die in einem Kreise oberhalb der proximalen Tentakel aufsitzen, entwickelt. Sie sind mit einer variirenden Anzahl von Radialkanälen und auswendig mit Rippen, die der Anzahl der Radialkanäle entsprechen, versehen.

Diese Art ist ihrem ganzen Baue nach T. indivisa ähnlich, trennt sich aber scharf von dieser durch den Bau der Gonophoren. Diese haben ein sehr eigenthümliches Aussehen, denn sie besitzen auswendig einige schmale, hohe Kämme oder Rippen, welche sich in die Längsrichtung des Gonophoren erstrecken und an Höhe gegen dessen Spitze hin zunehmen. Hier fallen sie rings um den Punkt, wo der Gonophor sich später eröffnen wird, ziemlich schroff ab.

Bei Untersuchungen an Schnittserien zeigt sich, dass sich innerhalb jeder Rippe ein Radialkanal befindet, und dass die Rippen durch eine ektodermale Verdickung außerhalb jedes dieser Kanäle gebildet werden.

Im Gegensatz zu allen früher bekannten Tubularien ist die Anzahl der Radialkanäle bei dieser Art variabel; in der nämlichen Gonophorenblase habe ich Gonophoren mit 3, 5 und 6 Radialkanälen, und eben so vielen äußeren Rippen wahrgenommen. Von diesen waren die zwei Gonophoren, welche 3—6 Radialkanäle hatten, ungefähr gleich groß, während derjenige, der 5 hatte, weiter entwickelt als diese zwei war. Es sieht also nicht so aus, als ob die Anzahl der Radialkanäle mit dem Alter der Gonophoren stiege. In jedem Gonophoren wird eine Actinula entwickelt.

Diese Art wurde während der Nordmeer-Expedition den 31. Juli 1878 in 74° 2′ N.B. und 20° 30′ Ö.L. in einer Tiefe von 165 m mit Temperatur 0,9° C. und 14. August 1878 in 79° 59′ N.B. und 50° 40′ Ö.L. in einer Tiefe von 839 m mit Temperatur ÷ 1° C. gefunden.

Tubularia asymmetrica n. sp. (Taf. XXV, Fig. 13—19).

Der Hydrocaulus mit schwach ausgeprägter Längsstreifung; kein Kragen. Der Hydranth hat ca. 20 proximale, 3—4 cm lange Tentakel. Die distalen, 4—6 mm langen Tentakel stehen in mehreren Kreisen.

Die Blastostyle, an Zahl 8—16, sitzen in einem Kreise. Die Gonophoren haben drei rudimentäre Tentakel rings um die Öffnung, welche eine schiefe Lage hat. Ein Radialkanal ist vollständig entwickelt, zwei andere rudimentär.

Diese Tubularia ist wohl die größte der bisher bekannten Arten, und es muss wunderschön sein, sie im Leben ihre langen Tentakel ausbreiten und bewegen zu sehen. Die Exemplare, die

ich zu untersuchen Gelegenheit gehabt habe, sind beide an Rödbjerget im »Trondhjemsfjord« gefunden. Keines von ihnen ist ganz vollständig, da der Stiel oberhalb des Befestigungspunktes abgerissen ist, wesshalb ich nicht über seinen unteren Verlauf urtheilen kann. Der Stiel hat in seinem oberen Theil einen Durchmesser von ca. 2 mm und verschmälert sich nach unten bis 1 mm. Die Längsstreifung des Stieles ist sehr schwach; an einem Exemplare überhaupt nicht wahrnehmbar. Die Breite des Hydranthen ist an dem größten Exemplare an der Basis etwa über 1 cm; die proximalen Tentakel sind im Verhältnis zu diesen Dimensionen des Hydranthen sehr lang, die Spannweite des Thieres beträgt über die ausgespannten Tentakel hin 7—9 cm. Auch die distalen Tentakel besitzen eine außerordentliche Länge, da sie ca. $^1/_3$ der ganzen Höhe des Hydranthen einnehmen. Die Blastostyle zeigen keine regelmäßige Anordnung der Gonophoren, wie dies der Fall bei den meisten anderen Tubularien ist. Man findet hier kleine und große Gonophoren unter einander vor, und immer kleine an der Basis der großen.

Das am meisten charakteristische Merkmal dieser Art ist der Bau ihrer Gonophoren. Diese sind nämlich ganz schief. Unten — nahe am proximalen Ende des Gonophoren — stehen drei Tuberkeln, deren einer in der Regel die übrigen an Größe übertrifft, und man kann auch ohne Schwierigkeit einen ziemlich breiten Kanal beobachten, der sich von den untersten dieser Tuberkeln gegen die Basis der Gonophoren erstreckt.

Durch Untersuchungen an Schnittserien und besonders durch Vergleichung mit jungen Stadien der Gonophoren, ergiebt sich, dass diese eigenthümliche Bildung auf dieselbe Weise angelegt wird und den Radialkanälen und Tentakeln der Medusen vollständig entspricht. Die erste Entwicklung der Gonophoren geschieht vollständig normal, durch Glockenkern, welcher sich auf gewöhnliche Weise am distalen Ende bildet, und durch Anlage von drei Radialkanälen. Während der späteren Entwicklung aber geht das Wachsthum schief vor sich, so dass die drei rudimentären Tentakel ein wenig auf der einen Seite aufzusitzen kommen. Die männlichen Gonophoren, welche bedeutend kleiner sind als die weiblichen, halten sich auf diesem Stadium, während bei den letzteren die Schiefheit weit ausgeprägter wird, indem der Sitz der Tentakel in der proximalen Hälfte des Gonophoren sich befindet.

Wie vorhin erwähnt, kann man schon von außen den einen Radialkanal wahrnehmen, und an Schnitten zeigt er eine ganz außer-

ordentliche Entwicklung. Die zwei anderen dagegen, welche gleichzeitig mit dem ersten angelegt wurden, verschwinden fast ganz während des Wachsthums des Gonophoren. Doch kann man sie an Schnitten sowohl dicht an den Tentakeln wie an der Basis des Gonophoren wahrnehmen.

Eine andere Eigenthümlichkeit dieser Art ist, dass die zwei Geschlechter nicht nur in demselben Individuum, sondern auch in derselben Gonophorenblase vertreten sind. Die männlichen Gonophoren sind kleiner und die Schiefheit ist bei ihnen nicht so ausgeprägt, wie bei den weiblichen Gonophoren, und alle drei Radialkanäle sind bei ersteren wenig hervortretend.

Tubularia obliqua n. sp.

Der Hydrocaulus besteht aus einer einfachen, ca. 15 cm langen Tube, welche 1—1,5 mm im Durchmesser hat. Deutliche Längsstreifung; kein Kragen. Die Hydrorhiza verästelt. Der Hydranth hat ca. 20 proximale, 1 cm lange, Tentakel. Distale Tentakel in mehreren dicht neben einander stehenden Kreisen. Gonophoren auf sechs Blastostylen, welche in einem Kreise aufsitzen und bis an die Spitze der distalen Tentakel hinanreichen. Ein Radialkanal ist im Gonophoren entwickelt, und endigt in einem Tentakel.

Diese Tubularia lag in einem einzelnen Exemplare vor, welches bei Hammerfest während der Nordmeer-Expedition gefunden war. Der Stamm, der seine größte Dicke in der Mitte hat, ist mit Bryozoen und mehreren Arten kleinerer Hydroiden bewachsen; an den unbedeckten Stellen aber sieht man deutlich eine Längsstreifung. Die Gonophoren sitzen in dichten Blasen mit einer unregelmäßigen, etwas einseitigen Verästelung auf, und man nimmt gleich den einen kurzen und dicken Tentakel wahr, der ein wenig an der Seite des Gonophoren aufsitzt, doch immer nahe an der Spitze.

Tubularia cornucopia n. sp. (Taf. XXVI, Fig. 20).

Der Hydrocaulus besteht aus einer einfachen, gebogenen, 11 bis 12 cm langen Röhre, welche am oberen Ende 6 mm im Durchmesser hat und sich nach unten in eine feine Spitze verengt, mittels welcher die Röhre am Boden befestigt ist. Weder Ringe noch Streifung. Ein großer Kragen wird unter dem Hydranthen, welcher ca. 30 proximale, 3 cm lange, in einem Kreise angeordnete Tentakel besitzt, gebildet. Der Durchmesser des Hydranthen ist am größten

an der Mundöffnung, welche von ganz kurzen, distalen Tentakeln umgeben ist.

Gonophoren auf ca. 12 eigenthümlich gebildeten Blastostylen sitzen in einem dichten Kreise innerhalb der proximalen Tentakel. Zwei Exemplare dieser Art lagen aus dem Materiale der Nordmeer-Expedition vor. Ihr Aussehen ist so eigenthümlich, und sie unterscheiden sich in so vielen Punkten von den übrigen Tubulariden, dass sie möglicherweise berechtigt wären, eine Sonderstellung im System einzunehmen; da aber die Gonophoren nur als Anlage bei den zwei vorhandenen Exemplaren vorliegen, und man nichts über ihre weitere Entwicklung weiß, halte ich es für zweckmäßig, vorläufig diese neue Art den anderen Tubularien beizufügen.

Der Hydrocaulus ist blank und hornartig; er besitzt am oberen Ende eine ziemliche Breite und endigt in einer Spitze, vermittels welcher er an der Unterlage befestigt ist.

Oben endigt dies hornartige Rohr in einem dicken, 1 cm langen, durchscheinenden Kragen; und vom Boden dieses becherförmigen Kragens erhebt sich der Coenosark ohne irgend eine Bedeckung. Es ist ein scharfer Übergang zwischen diesem und dem Hydranthen, welcher in seiner Gestalt von den übrigen Tubularien abweicht. Statt wie bei den übrigen seine größte Breite in der Nähe der Basis zu baben, wo die proximalen Tentakel ihren Ursprung nehmen, erweitert er sich von hier immer mehr, bis sein Durchmesser zwischen den distalen Tentakeln ca. 1 cm erhält.

Gerade innerhalb der proximalen Tentakel sitzt ein Kreis von kurzen Blastostylen, der so dicht ist, dass er wie ein Wulst mit gleichmäßiger Oberfläche aussieht. Die Blastostyle haben vier bis fünf kleine Zweige, deren jeder einzelne sich zu einem halbkugelförmigen Körperchen ausbreitet, welches an seiner Oberfläche eine Menge kleiner Erhebungen trägt. Durch Untersuchung an Schnitten zeigt sich, dass jede dieser Erhebungen die Anlage eines Gonophoren ist. Sie stehen wie in einem Schirme, denn sie entspringen alle von demselben Punkte als Verzweigungen des gemeinsamen Stammes. Das kompakte Aussehen bekommt der Schirm dadurch, dass sich das Ektoderm verdichtet und den Raum zwischen den Zweigen ausfüllt, wodurch die Gonophoren als kleine Erhebungen aus diesem Ektodermkissen emporragen. Fast alle Gonophoren bei den von mir untersuchten Exemplaren sind sehr wenig entwickelt — zeigen sich nur als eine einfache Ausbuchtung des Entoderms und Ektoderms. Doch giebt es einige, deren Entwicklung weiter vor-

gerückt ist; an diesen sieht man die Anlage des Glockenkerns, die in gewöhnlicher Weise geschieht.

Prof. SARS hat während der Nordmeer-Expedition diese Hydroide nach einem lebenden Exemplar abgebildet; seiner Zeichnung nach ist die Farbe des Stammes ziemlich stark gelb, während der Hydranth tief roth ist.

Diese Art wurde östlich von Spitzbergen gefunden, den 10. August 1878 in 77° 58′ N.B. und 5° 10′ Ö.L. in einer Tiefe von 2438 m mit Temperatur ÷ 1,4° C.

Gen. Corymorpha.

Der Hydrocaulus von einem membranartigen Perisark bedeckt, dessen proximales Ende mit Haftfäden besetzt ist. Medusoide Gonophoren werden aus blasenförmigen Blastostylen entwickelt. Kommt einzeln vor.

Neue Arten dieser Gattung kommen in meinem Material nicht vor. Ich habe aber Gelegenheit gehabt die Originalexemplare für M. SARS' Beschreibungen der Cor. glacialis und Cor. sarsii, sammt mehreren Exemplaren dieser Arten zu beobachten, Thieren, welche später von den Professoren M. und G. O. SARS gefunden sind, die sie aber wahrscheinlich nicht untersucht haben; ich werde desshalb die früheren Beschreibungen davon mit einigen Bemerkungen ergänzen.

Durch Untersuchungen an Schnitten durch Gonophoren bei Corymorpha glacialis fand ich, dass bei ihnen vier Radialkanäle angelegt sind, deren Lumen so verengt ist, dass es sehr schwer ist sie durch Untersuchungen der Gonophoren von außen her zu beobachten.

Corymorpha sarsii Stenstr. besitzt Gonophoren, die eine interessante Übergangsform zwischen den gewöhnlichen, sessilen Gonophoren und den freien Medusen bilden. In ALLMAN's Diagnose (2) dieser Art lässt er sie freie Medusen haben und es sieht so aus, als ob dies auch SARS' Meinung wäre, obgleich er nie Gelegenheit gehabt hat das Losreißen einer Meduse zu beobachten.

M. SARS hat Exemplare aus verschiedenen Entwicklungsstufen untersucht, und er zeigt, wie das Manubrium während der Entwicklung verhältnismäßig stärker wächst als die Glocke und bei dem größten von ihm untersuchten Exemplare gerade an den Rand der Glocke reicht. Noch größere Exemplare wurden im Sommer 1866 von G. O. SARS beobachtet, und M. SARS beschrieb deren Manubrium

als etwas länger als die Glocke, mit Eiern und Sperma in seinen Wänden. Schließlich sagt er: »Although, according to these observations, some doubt might be entertained as to the gonozoids of the C. Sarsii ever becoming detached, seeing that they already produce ova and sperm while still attached to the parent animal yet their complete and medusa-like structure seems on the other hand to warrant the inference that they do really at last detach themselves from the parent animal and become free medusae.«

Unter den vielen Exemplaren, die G. O. Sars bei Skraaven in Lofoten 1866 fand, habe ich einige gesehen, aus denen bestimmt zu schließen war, dass die Medusen sich nie losreißen werden. Bei ihnen hat das Manubrium eine Länge, welche wenigstens dreimal so groß als diejenige der Glocke ist. Zu gleicher Zeit breitet es sich auch oberhalb des Randes der Glocke aus und drückt diese dadurch so zusammen, dass jede freie Bewegung der Glocke ausgeschlossen scheint. Letztere besitzt zahlreiche Querstreifen; ihre Zellstruktur ist sehr undeutlich, und es scheint überhaupt, als ob sie ihrer Auflösung entgegenginge, während das Manubrium eben seine volle Entwicklung mit reifen, in seinen Wänden eingeschlossenen Generationselementen erreicht hat. Bei den Weibchen hat das Manubrium eine sehr unregelmäßige Form, weil die Eier sich als größere oder kleinere Erhebungen an seiner Oberfläche zeigen.

Lampra n. gen.

Der Hydrocaulus ist mit einem membranartigen Perisark bekleidet, dessen proximaler Theil mit Haftfäden besetzt ist; pseudomedusoide Gonophoren werden aus blasenförmigen Blastostylen entwickelt. Kommt einzeln vor.

Einige Corymorpha-ähnliche Arten, die während der Nordmeer-Expedition gefunden wurden, nehme ich in dieses neue Genus auf, da sie sowohl ihrem Trophosom als Gonosom nach in wesentlichen Punkten sich von den übrigen Arten der Corymorpha trennen, und zugleich innere Übereinstimmung in denselben Punkten zeigen. Leider ist die Konservirung bei diesen Arten nicht so gut, dass dieselbe eine genauere Untersuchung über ihre Histologie gestattet. Vom Hydrocaulus ist in der Regel nur der dünne Perisark vorhanden, an dessen unterem Ende eine Menge feiner Fäden angeheftet sind — oft ist auch der Perisark verloren und nur der Hydranth oder Bruchstücke desselben liegen vor.

Die Farbe kann man ja in der Regel nicht als ein entscheidendes Merkmal betrachten, insbesondere wenn man nur über Spiritusexemplare zu verfügen hat. Eben desshalb aber ist es mir sehr auffallend gewesen, dass die später zu erwähnenden Arten durch Farbe sich von den übrigen unterscheiden, obwohl sie alle ca. 20 Jahre in Spiritus gelegen haben. Sie haben nämlich nicht die gewöhnliche bleichgelbe, den meisten Spirituspräparaten zugehörige Farbe, sondern diese ist dunkel braunroth, und Zeichnungen, welche Prof. G. O. Sars nach lebenden Exemplaren ausgeführt hat, zeigen, dass dieselben durch und durch brillant purpurfarbig waren.

Das charakteristischste Merkmal der Gattung liegt jedoch im Bau ihrer Gonophoren (s. oben).

Lampra sarsii n. sp. (Taf. XXVI, Fig. 21).

Der Hydrocaulus ist ca. 8 cm lang, 5—6 mm im Durchmesser am proximalen, 2—3 mm am distalen Ende. Längsstreifung ist wahrnehmbar. Der Hydranth hat ca. 20 proximale, 18—20 mm lange, Tentakel und viele ganz kleine distale in mehreren Kreisen angeordnet.

Zehn Blastostyle mit einem ziemlich großen Lumen stehen in einem Kreise, jeder mit ca. 10 am distalen Ende einen Tentakel tragenden Gonophoren. Mehrere Eier werden in jedem Gonophor entwickelt.

Prof. Sars hat diese Art in einem etwas vergrößerten Maßstabe nach lebenden Thieren abgebildet, und nach seiner Zeichnung eines Blastostyls sieht es aus, als ob die Eier den Gonophor auf einem sehr frühen Stadium verlassen. Der Gonophor öffnet sich am distalen Ende an der Seite des Tentakels, und die Eier bleiben eine Zeit lang außen am Gonophor liegen, nachdem sie aus ihm ausgetreten sind.

Die Art wurde während der Nordmeer-Expedition den 8. August 1877 in 67° 56′ N.B. und 4° 11′ Ö.L. in einer Tiefe von 1423 m mit Temperatur ÷ 1,28° C. gefunden.

Lampra purpurea n. sp.

Der Hydrocaulus ca. 10 cm lang, am proximalen Ende etwas verdickt. Der Hydranth hat ca. 30 proximale, 3—4 cm lange, Tentakel; distale Tentakel sitzen in zwei dichten, wohl getrennten Kreisen auf. Die Blastostyle sind dünn, sehr lang (3—4 cm) und mit Gonophoren dicht besetzt. Sie besitzen keine Tentakel.

Von dieser Art, welche nach Prof. Sars' Zeichnung, die im

Bericht über die Nordmeer-Expedition veröffentlicht werden wird, eine außerordentlich prachtvolle Hydroide sein muss, liegen leider nur Fragmente vor: ein wenig von der Proboscis, etliche Blastostyle, Tentakel etc. — und selbst dies in so schlechtem Stande, dass es jede genauere Untersuchung ausschließt.

Die Zeichnung zeigt jedoch deutlich genug mehrere Eigenthümlichkeiten dieser Art, so in erster Reihe die ungewöhnlich langen Blastostyle, welche fast die proximalen Tentakel an Länge übertreffen. Es sieht auch so aus, als ob der Übergang zwischen dem Hydrocaulus und Hydranthen fast unmerkbar ist. Das abgebildete Exemplar ist ein Männchen. Prof. Sars hat die Art »purpurea« getauft, weil sie alle übrigen Lampra-Arten an Farbenpracht übertrifft.

Sie wurde während der Nordmeer-Expedition am 21. Juni 1877 in 67° 24′ N.B., 8° 58′ Ö.L. in einer Tiefe von 827 m mit Temperatur ÷ 1° C. gefunden.

Lampra atlantica n. sp.

Der Hydrocaulus ca. 8 cm lang, fast gleich dick seiner ganzen Länge nach, ca. 3 mm im Diameter. Der Hydranth hat ca. 20, 10—12 mm lange, proximale Tentakel; distale Tentakel in mehreren dichtgestellten Kreisen. Ca. 10, 4—5 mm lange, mit Gonophoren besetzte Blastostyle. Mehrere Eier werden in einem Gonophor entwickelt.

In Betreff auf Größe und Aussehen ist diese Art Lampra sarsii sehr ähnlich, die Gonophoren aber haben keine Tentakel.

Sie wurde den 18. Juli 1876 in 63° 22′ N.B. 5° 29′ Ö.L. in einer Tiefe von 2222 m mit Temperatur ÷ 1,2° C. gefunden.

Gymnogonos n. gen.

Der Hydrocaulus von einem membranartigen Perisark bedeckt, an dessen proximalem Ende Haftfädchen befestigt sind. Ein Kreis von Papillen am Ubergang zwischen dem Hydrocaulus und Hydranthen. Styloide Gonophoren werden vom Hydranthen selbst entwickelt. Kommt einzeln vor.

Ich glaube eine eigene Gattung aufstellen zu müssen für eine kleine Hydroide, welche bei Beian im Trondhjemsfjord gefunden ist und von welcher ein Exemplar aus der Universitätssammlung in Christiania vorlag. Dieselbe unterscheidet sich in wesentlichen Punkten von den übrigen Tubulariden aus. So weicht sie nicht

allein im Bau der Gonophoren ab, sondern auch dadurch, dass letztere vom Hydranthen ohne irgend eine Blastostylbildung entwickelt werden, und auch durch den Besitz eigenthümlicher Organe am proximalen, stark verdickten Theil des Hydranthen.

Eine ähnliche Verdickung dieses Theiles mit den nämlichen Papillen hat Prof. SARS früher bei Heterostephanus annulicornis Allm. (Corymorpha annulicornis Sars) beobachtet, und in seiner Beschreibung über diese Art sagt er darüber Folgendes: »On the lower part of the club, far below the circle of the long tentacles, and just where it goes over into the stem, there appeared 6—8 small shortly-cylindrical papillae situated all round in a single row.«

Abgesehen von diesem ist, so weit mir bekannt, nichts über diese eigenthümlichen Organe ausgesprochen worden, und ich theile desshalb die Resultate meiner Untersuchungen über dieselben mit.

Da mein Material zu gering und zugleich schlecht konservirt gewesen ist, habe ich mich darauf beschränken müssen, so weit wie möglich über den Bau der Papillen ins Reine zu kommen, ohne Untersuchungen über ihre Bedeutung als Organ bei den Hydroiden machen zu können. — Außer einem Exemplare dieser Art habe ich zur Untersuchung auch einige junge Exemplare der H. annulicornis benutzt, welche der zoologischen Sammlung der Universität in Christiania gehörten, da sich die Papillen dieser zwei Arten als vollständig von derselben Beschaffenheit erwiesen.

Auf Querschnitten durch den proximalen Theil des Hydranthen beobachtet man in der Cuticula einige stark gefärbte Ringe, von denen jeder aus einer einfachen Schicht hoher Epithelzellen gebildet wird, in deren Mitte sich eine einzelne sehr große Zelle vorfindet.

Die hohen, den Ring bildenden, Epithelzellen sind ektodermalen Ursprungs (Fig. 5, 6); sie haben ein stark körniges Protoplasma, wodurch sie sich von den übrigen Ektodermzellen unterscheiden, während die Kerne von gleichem Aussehen bei allen sind. Die große, den Ring ausfüllende Zelle stammt vom Entoderm her; man kann auf Serienschnitten diese großen, hellen Zellen verfolgen, welche sich auf den oberen Schnitten von der erwähnten Ektodermzellenschicht umgeben zeigen. Die Zellen dieser Schicht werden indessen niedriger, je mehr man an den Hydranthen hinunter kommt, zuletzt verschwinden sie ganz, so dass nur eine eigenthümliche, ganz und gar kreisrunde Entodermzelle wahrzunehmen ist, die man immer näher am Entoderm sieht — endlich mitten in der Linie der Stützlamelle und auf deren anderen Seite im Entoderm selbst.

Auf Längsschnitten durch die Papillen sieht man diese als eine Ausbuchtung von umgebildeten Ektodermzellen, und das Lumen in dieser drüsenartigen Bucht von einer Reihe sehr großer Entodermzellen ausgefüllt. Das Protoplasma dieser Zellen ist vollständig klar, ungefärbt und mit einem großen, stark körnigen Kern versehen. Außer dem Kern sieht man in der Mitte der meisten Zellen einige lichtbrechende, auch von Boraxkarmin nicht färbbare Punkte.

Auf etlichen Querschnitten beobachtet man außerhalb der großen Entodermzelle auch einige kleinere, deren Oberfläche die ihrige berührt, und die sich zwischen die Ektodermzellen hineinerstrecken.

Die Papillen erstrecken sich über das Ektoderm hinaus, das an dieser Partie des Hydranthen ziemlich dick ist und sich außen in der wohl entwickelten Cuticula in distaler Richtung abbiegt. Am äußeren Ende ist die Ektodermzellenschicht etwas niedriger als auf den Seiten der Papillen.

Die Funktion dieser Organe ist wahrscheinlich die, irgend ein Sekret zu produciren; da aber mein Material mir nicht erlaubt hat, Untersuchungen mit verschiedenen Färbemethoden zu machen, kann ich nichts über die Natur dieses Sekretes mittheilen. Die Organe können eigenthümliche Drüsen im Dienst der Verdauung sein, oder ihr Sekret ist möglicherweise dazu bestimmt, ausgeleert zu werden, um irgend einen Einfluss auf andere Thiere auszuüben, z. B. als ein Vertheidigungsmittel gegen kriechende Feinde.

Dafür, dass das Wirkungsfeld der Organe gegen die Außenwelt gerichtet ist, spricht ihre Lage im und mitunter ganz außerhalb des Ektoderms, sogar eben auch am Übergang zwischen dem Hydrocaulus und Hydranthen, und außerdem noch die Eigenschaft, dass die Ektodermzellen an der Spitze der Papillen ziemlich viel niedriger sind als an den Seiten, so dass es denkbar ist, die Ektodermbekleidung könne hier gesprengt und das Sekret ausgespritzt werden.

Ohne eingehendere Untersuchungen über die Natur der Zellen und des Sekretes kann man nicht bestimmt über die Bedeutung des Organs im Leben der Hydroiden urtheilen.

Gymnogonos crassicornis n. sp. (Taf. XXV, Fig. 1—11).

Der Hydrocaulus gleich dick, ca. 2 mm im Durchmesser und 15 mm lang. Der Hydranth hat 12 proximale, 3—4 mm lange, mit einem deutlichen Lumen versehene Tentakel, und distale Tentakel in mehreren Kreisen. Papillen werden am proximalen Ende

des Hydranthen in mehreren nicht scharf getrennten Kreisen beobachtet.

Gonophoren sitzen zerstreut zwischen den zwei Reihen von Tentakeln.

Ein einzelnes Exemplar dieser kleinen Hydroide ist bei Beian an der Mündung des Trondhjemsfjords in einer Tiefe von 400 m gefunden. Ihr Hydrocaulus ist so stark gebogen, dass der Hydranth nach unten hinabhängt, und es ist ein vollständig ebener Übergang vom Hydrocaulus über die verdickte Partie des Hydranthen und weiter bis an die proximalen Tentakel, welche sich dem Hydranthen dicht anschließen, selbst wenn man den Hydrocaulus in der Weise aufrichtet, dass die Proboscis nach unten zeigt.

Diese proximalen Tentakel sind dick und cylindrisch; auf Schnitten zeigen sie sich bis fast ganz an die Spitze hohl. An ihrer Ursprungsstelle stehen sie in ungemein fester Verbindung mit dem Hydranthen, indem ihre Anlage durch eine ekto- und entodermale Einbuchtung zwischen den Tentakeln geschieht, und nicht, wie es sonst der Fall ist, dass sie sich da ausbuchten, wo die Tentakel stehen sollen.

In dieser Weise bilden die proximalen Tentakel eine dichte, schützende Schicht rings um die nackten Gonophoren.

Fam. Bougainvillidae.

Athekate Hydroiden mit fadenförmigen Tentakeln in einem Kreise um die Proboscis.

Von dieser Familie sind in meinem Materiale die drei Genera vertreten: Eudendrium, Bougainvillia und Hydractinia, sämmtliche mit neuen oder wenig bekannten Arten.

Gen. Eudendrium Ehrenberg.

Eudendrium annulatum, Norman (Taf. XXVI, Fig. 31—33).

(On undescribed British Hydr. Actin. and Pol.: Ann. and Mag. 1864.)

Eine Kolonie von dieser Art lag aus der Sammlung in Christiania vor; und da dieselbe von männlichem Geschlecht war, kann ich mit einigen Bemerkungen über die männlichen Gonophoren NORMAN's Beschreibung dieser Art vervollständigen. Die männlichen Gonophoren sind einkammerig mit einer starken Nesselbatterie in ihrem distalen Ende und sitzen in fast kugelförmigen Gruppen auf kurzen Stielen auf, die ungefähr einen rechten Winkel mit dem Mutterstiel bilden. Die Gonophoren werden im Kreis rings um das

Ende dieser Stiele (vollständig atrophirter Hydranthen) angelegt, allmählich aber nehmen sie an Anzahl zu und bilden somit die erwähnten, kugelförmigen Gruppen, welche vollständig den obersten Theil der Stiele umhüllen.

Eudendrium stratum n. sp. (Taf. XXVI, Fig. 22—24).

Der Hydrocaulus ist unregelmäßig verästelt, ca. 10 cm hoch. Der Hauptstamm und die größeren Zweige bestehen aus mehreren getrennten Röhren, welche alle in einer gemeinsamen Haut eingeschlossen sind. Hydranthentragende Zweige sitzen sowohl auf den Ästen als auf dem Hauptstamm auf. Ringe werden am Ursprung der Zweige — bisweilen auch anderswo — beobachtet. Die Winkel zwischen den Zweigen sind ziemlich groß — beinahe rechte. Die Hydranthen haben ca. 20 Tentakel. Die männlichen Gonophoren sind dreikammerig und sitzen in einem Kreise rings um nicht atrophirte Hydranthen.

Das wesentliche Merkmal dieser Art liegt in dem eigenthümlichen Überzuge des Stieles. Dieser hat eine ebene Oberfläche, an Spiritusexemplaren matt braun gefärbt, und folgt dem Hauptstamm und den größeren Zweigen ein wenig hinauf, worauf er plötzlich aufhört. Auf Schnitten durch den Stamm sieht man, wie diese Substanz den Zwischenraum zwischen den einzelnen je von einer Chitinhülle umgebenen Röhren ausfüllt und dieselben umgiebt.

Die Hydranthen sind groß und prächtig, besonders wo sie von den dreikammerigen Gonophoren umgeben sind, welche in einem dichten Kreise ihre Außenseite bedecken.

Zwei Exemplare dieser Art, welche aus der Sammlung der Universität in Christiania vorliegen, sind beide oberhalb der Wurzel abgerissen, so dass ich nichts über diese und den unteren Verlauf des Stieles sagen kann.

Ihr Fundort ist unbekannt.

Eudendrium planum n. sp. (Taf. XXVI, Fig. 28—30).

Der Hydrocaulus in einer Ebene unregelmäßig verzweigt, ca. 8 cm hoch, der Hauptstamm mit ca. 1 mm im Durchmesser. Die kleineren Zweige haben Ringe an ihrem Ursprung — zuweilen auch anderswo. Die Hydranthen klein.

Die weiblichen Gonophoren sitzen in einem Kreise rings um die Spitze ganz kurzer Stiele (vollständig atrophirter Hydranthen) angeordnet, welche fast senkrecht auf ihrem Mutterstiele stehen.

Eigenthümlich für diese Art ist die Ausbreitung der Zweigchen in nur einer Ebene und außerdem noch die Anordnung der weiblichen Gonophoren, welche, statt wie bei den übrigen Arten zerstreut über einen Theil des Stieles aufzusitzen, hier vom Endpunkt des Stieles radiär ausgehen.

Eudendrium vaginatum Allman (Taf. XXVI, Fig. 24—26).

Ein kleines aus der Sammlung vorliegendes Eudendrium muss am besten zu dieser Art, deren Trophosom von ALLMAN beschrieben ist, gerechnet werden. Er hatte nicht Gelegenheit sein Gonosom zu beschreiben, und die Bestimmung wird desshalb unsicher. Vorausgesetzt aber, dass es dieselbe Art ist, kann ich über das Gonosom noch hinzufügen, dass die weiblichen Gonophoren radiär an der Basis von Hydranthen, die beinahe vollständig atrophirt sind, sitzen, indem nur ein Theil der Tentakel frei bleibt.

Gen. Bougainvillia Lesson.

Bougainvillia benedenii (Taf. XXVI, Fig. 34—35).
Syn.: Eudendrium ramosum van Beneden.

Der Hydrocaulus sehr viel und unregelmäßig verästelt, ca. 3 cm hoch. Der Perisark undeutlich geringelt, erstreckt sich um den proximalen Theil des Hydranthen empor; ca. 12 Tentakel auf den Hydranthen aufsitzend. Lange, fadenförmige, von einem Perisark umgebene Anhänge gehen von dem Hydrocaulus aus.

Medusoide Gonophoren, welche sich zu freien Medusen entwickeln, sitzen an dem Hydrocaulus auf — proximal zu den nicht atrophirten Hydranthen.

Bei Espevær außerhalb des Hardangerfjords fand ich eine Bougainvillia, die vollständig mit VAN BENEDEN's Eudendrium ramosum übereinstimmt. Die fadenförmigen Anhänge, die er abgebildet und im Text erwähnt hat, sind nicht von Parasiten herzuleiten, sondern scheinen eine Eigenthümlichkeit bei der Art zu sein. Sie sind über die ganze Kolonie weit verbreitet; in der Regel entspringt ein Faden gerade unten an jedem Hydranthen, sie entspringen aber auch von anderen Stellen des Hydrocaulus.

Eine Verdickung dieser Fäden, die v. BENEDEN erwähnt, habe ich nicht gesehen, wie auch nicht seine »oeufs agglomérés«, und ich bin geneigt zu glauben, dass diese beiden Bildungen fremdem Einfluss zu verdanken sind.

Eigentlich sollte wohl diese Art den Namen B. ramosa Ben. beibehalten; da aber die andere gewöhnliche Art im Laufe der Jahre unter diesem Namen so wohl bekannt geworden ist, glaube ich weniger Verwirrung in die Benennungen hineinzuführen durch ein Ausziehen von v. BENEDEN's E. ramosum aus der langen Reihe der Synomyme als durch eine Veränderung der Namen der übrigen.

Gen. Hydractinia van Beneden.

Zu diesem Genus rechne ich nach meinen obigen Auseinandersetzungen die Gruppen Hydractinia und Podocoryne. Mit diesen unten zu beschreibenden neuen Arten erhält man innerhalb dieser Gattung eine ähnliche Reihe medusoider Gonophoren, wie diejenigen, welche sich in den zwei Gattungen Tubularia und Corymorpha vorfinden — von freien Medusen zu festsitzenden Gonophoren ohne Radialkanäle.

Hydractinia allmanii n. sp. (Taf. XXVI, Fig. 36—37).

Hydranthen in ausgestrecktem Zustande 6—7 mm lang, mit variirender Anzahl von Tentakeln. Gonophoren mit vier Radialkanälen sitzen auf Blastostylen auf, die viel kleiner sind als die Hydranthen; in der Regel werden zwei Gonophoren auf jedem Blastostyle beobachtet, aber auf einer sehr ungleichen Entwicklungsstufe.

Diese Art steht als Zwischenglied zwischen den früher bekannten Arten der Hydractinia und Podocoryne, indem die Gonophoren vier wohl entwickelte Radialkanäle haben, sich aber nicht zu freien Medusen entwickeln; ihre ganze innere Höhlung ist von Generationselementen ausgefüllt.

Zwei Kolonien dieser Art (beide Geschlechter) wurden an verschiedenen Stellen während der Nordmeer-Expedition gefunden. Die eine (ein Weibchen) wurde den 22. Juli 1878 in 74° 54′ N.B. und 14° 5′ Ö.L. in einer Tiefe von 1203 m mit Temperatur ÷ 1,23° C. gefunden. Die andere den 21. Juni 1877 in 67° 24′ N.B. und 8° 58′ Ö.L. in einer Tiefe von 827 m mit Temperatur ÷ 1° C.

Hydractinia ornata n. sp. (Taf. XXVI, Fig. 41).

Die Hydranthen in ausgestrecktem Zustande beinahe 1 cm lang, mit ca. zwölf Tentakeln.

Die Gonophoren sind verhältnismäßig groß, 1—2 mm lang, und sitzen auf sehr kleinen Blastostylen auf — nur einer auf

jedem derselben — welche sich unter diejenigen hinunterbiegen, so dass sie eine aufrechte Stellung bekommen. Sie haben vier von außen deutlich wahrnehmbare Radialkanäle, und am distalen Ende laufen diese Linien in einem viereckigen Schilde zusammen, welches in seiner Mitte eine weiße, vier-kleeblättrige Zeichnung trägt.

Nach einer Zeichnung des Prof. G. O. Sars sind die Hydranthen dieser Art ziemlich dunkel gelbbraun, während die Gonophoren rosagefärbt mit dunkelbraunen Zeichnungen sind.

Die Kolonie, über welche ich zu verfügen gehabt habe, ist ein Weibchen, und die Eier sind durch die Gonophorenwände als eine regelmäßige, sechseckige Mosaik wahrnehmbar.

Die Hydranthen sind in hohem Grade kontraktil; man kann sie in einer Kolonie als tonnenförmige, — kaum über 1 mm lange — und fadenförmige bis auf 9—10 mm beobachten; ihre Proboscis kann sowohl konisch zugespitzt sein, als schalenförmig ausgebreitet, kurz, es giebt alle Übergänge in Form und Größe.

Sie wurde während der Nordmeer-Expedition den 30. Juni 1878 in 72° 27′ N.B. und 35° 1′ Ö.L. in einer Tiefe von 249 m mit Temperatur 0° C. gefunden.

Hydractinia sarsii Steenstrup (Taf. XXVI, Fig. 42).

Syn. Podocoryne sarsii Stenstrup.
Stylactis sarsii Allman.

Ich habe Gelegenheit gehabt die Originalexemplare für M. Sars' Beschreibung über Podocoryne carnea zu untersuchen; bei allen findet sich die krustenförmige Ausbreitung der aus zahlreichen anastomosirenden Tuben bestehenden und von einer Coenosarkschicht bedeckten Hydrorhiza. Unter dem Namen P. carnea beschrieb Sars zuerst zwei verschiedene Arten, deren eine den Namen »sarsii« von Steenstrup bekam. Für diese letzte hat Allman ein neues Genus, Stylactis, aufgestellt, voraussetzend, dass sie die nackte, die Hydrorhiza der Podocoryne und Hydractinia deckende Coenosarkschicht entbehrte. Da dies indessen nicht der Fall ist, müssen Sars' zwei Arten: P. sarsii und P. fucicola, zum Gen. Hydractinia gerechnet werden. Allman's Gen. Stylactis enthält dann nur seine eigene Art, S. inermis.

Hydractinia humilis n. sp. (Taf. XXVI, Fig. 39—40).

Die Hydranthen — mit und ohne Gonophoren — haben ca. 20, in zwei Reihen dichtgestellte Tentakel. Ihre Höhe beträgt nicht

über 1—2 mm; die Breite über die ausgestreckten Tentakel ist ungefähr gleich groß. Verhältnismäßig große Stacheln erheben sich von der Hydrorhiza. Gonophoren stehen, 4—5 im Kreise, um nicht atrophirte Hydranthen. In jedem Gonophor werden sowohl Eier als Spermatozoen entwickelt.

Diese ist wohl die kleinste aller Hydroiden, nur als weiße Pünktchen an dem Schneckenhaus, worüber ihre Hydrorhiza sich ausbreitet, wahrzunehmen.

Eine Eigenthümlichkeit, wodurch sie sich von den früher bekannten Arten unterscheidet, ist, dass Eier und Spermatozoen in demselben Gonophor entwickelt werden.

Sie wurde von M. Sars bei Manger nebst H. sarsii gefunden; er hat aber keine Beschreibung von ihr geliefert.

Hydractinia minuta n. sp. (Taf. XXVI, Fig. 38).

Die Hydranthen mit ca. zwölf, 2—3 mm langen Tentakeln. Diejenigen, welche Gonophoren tragen, sind fast vollständig atrophirt; große Stacheln ragen von der Hydrorhiza empor.

Die Gonophoren sitzen, drei bis fünf im Kreise, um die fast verschwindenden Blastostyle; ca. 6 Eier werden in jedem derselben entwickelt.

Diese Art gleicht H. humilis, unterscheidet sich aber durch den Bau der Blastostyle bestimmt von derselben, indem diese bei H. humilis vollständige Hydranthen sind, während sie hier nur als kleine aus der Hydrorhiza emporsteigende Stiele zu beobachten sind. Bei dieser Art sind auch die Geschlechter nach Kolonien getrennt, wie auch bei den übrigen Arten der Hydractinia und Podocoryne.

Sie wurde den 22. August 1878 in 78° 16′ N.B. und 15° 33′ Ö. L. in einer Tiefe von 110 m mit Temperatur 0,7° C gefunden.

Fam. Myriothelidae.

Aus dieser merkwürdigen Familie, welche in mehreren Punkten eine Sonderstellung innerhalb der Hydroiden einnimmt, wurden von der Nordmeer-Expedition einige von den früher bekannten Arten bedeutend abweichende Exemplare heimgebracht. Leider aber befinden sie sich in einem so schlechten Zustande, dass die Untersuchungen über sie sehr schwer werden — ja, zuweilen ist es ganz unmöglich sich eine richtige Vorstellung über das Aussehen des Thieres im lebenden Zustand zu bilden. Sie sind aus einer sehr großen Tiefe, ca. 1200 Faden, heraufgenommen, und es sieht aus,

als ob sie die dabei eintretende Veränderung des Druckes nicht haben ertragen können, da sie zum Theil nur in ganz kleinen Stückchen vorhanden sind; wo mehrere Exemplare in einem Glase zusammengelegen haben, kann man nicht mit Sicherheit feststellen, was zusammen gehört.

Ich glaube dennoch mit Bestimmtheit sagen zu können, dass es in dem mitgebrachten Material Arten giebt, die früher nicht beschrieben wurden; und ich stelle, so weit wie möglich, die Diagnosen dieser neuen Arten auf; ich sehe aber voraus, dass eine künftige Untersuchung derselben mit besser konservirtem Material eine Revision dieser vorläufigen Darstellung nothwendig machen wird.

Die britische von Vigurs und Gosse entdeckte und von Allman beschriebene Form ist nicht vertreten. Alle vorliegenden Arten schließen sich Sars' Beschreibung von der von ihm bei Finmarken gefundenen Art näher an.

Wie G. O. Sars schon früher (9) darauf aufmerksam gemacht hat, unterscheidet die britische Form sich von der norwegischen wesentlich durch die Anheftungsweise, indem bei der norwegischen Art sich keine »adherent base« mit chitinösem Perisark vorfindet — ja, überhaupt kein Perisark.

Die von Allman beschriebene Art hat noch andere Eigenthümlichkeiten, und ich finde es am besten — wie G. O. Sars vorgeschlagen hat — dieselbe zu einer eigenen Gattung (Spadix Gosse) zu rechnen, während die norwegische Art die Gattung Myriothela Sars repräsentirt. Zu dieser letzten Gattung müssen auch die neuen Arten von der Nordmeer-Expedition gerechnet werden. Der Perisark bedeckt keinen Theil ihrer Oberfläche, und ihre Befestigung an die Unterlage geschieht bei allen mittels feiner Fädchen, welche entweder aus der breit abgerundeten Basis des Thieres oder aus den Seiten einer zugespitzten Verlängerung entspringen, wie die Nebenwurzeln aus der Hauptwurzel einer Pflanze.

Allman's »claspers« kommen bei keiner dieser Arten vor; und man kann voll entwickelte Larven in Gonophoren liegen sehen, die ganz und gar ihre Verbindung mit den Blastostylen beibehalten haben. Der Bau der Gonophoren ist bei diesen beiden Gattungen derselbe — eine Form, die auch bei der Tubularidengattung Lampra vorkommt. In Betreff ihrer Entwicklung bemerke ich vorläufig nur, dass ich hier, wie bei Lampra, bei einigen sehr jungen Anlagen eine Ektodermausstülpung beobachtet habe, die dem »Glockenkern« der Tubularidae vollständig entspricht, und ich bin desshalb geneigt

anzunehmen, dass die Generationselemente auch hier aus ektodermalen Zellen entspringen und nicht wie ALLMAN vermuthet hat, aus dem Entoderm.

Myriothela mitra n. sp. (Taf. XXVII, Fig. 43).

Der Polyp ist kegelförmig zugespitzt, ca. 1 cm im Durchmesser an der Basis, und 1—2 mm an der Spitze; die Höhe ca. 5 cm. Mit einem scharfen Übergang von der Basis des Polypen erstreckt sich nach unten eine wurzelähnliche Spitze, 1—2 cm lang, mit feinen Haaren bekleidet. Das unterste Drittel des Hydranthen ist mit Blastostylen besetzt, während das oberste ganz nackt, ohne Tentakel und ohne Anhänge, ist. Die Gonophoren sitzen zerstreut über die kegelförmigen Blastostyle hin. Diese Spitze ist abgebogen und mit capitaten Tentakeln besetzt.

Diese Myriothela unterscheidet sich bestimmt von den zwei früher bekannten Arten durch die Anheftungsweise, durch den vollständigen Mangel an Tentakeln und durch den Bau der Blastostyle. Das Ektoderm des Polypen hat eine eigenthümliche Struktur; und ich beklage, dass seine Konservirung nicht gut genug ist, um eine genauere Untersuchung zu gestatten; das Èktoderm besteht aus zwei deutlich getrennten Schichten, zu innerst eine mehrzellige, von Boraxkarmin nur schwach gefärbte Schicht, und außen davon eine Schicht von Cylinderepithelzellen, welche nicht mit der Stützlamelle parallel liegt, sondern sich aus- und einbuchtet, so dass die Oberfläche des Thieres aus einer so dichten Menge Ektodermpapillen besteht, dass man bei einer flüchtigen Beobachtung den Eindruck bekommt, die Oberfläche sei ganz eben.

Diese Art wurde nebst Lampra atlantica den 18. Juli 1876 in 63° 22′ N.B. und 5° 29′ W.L. in einer Tiefe von 2222 m mit Temperatur ÷ 1,2° C gefunden.

Myriothela minuta n. sp. (Taf. XXVII, Fig. 44).

Der Polyp ist schmal, cylindrisch, hat in der Mitte seine dickste Partie, endet nach unten in einer mit Haftfäden besetzten Spitze, und verschmälert sich schwach nach oben gegen den von kleinen capitaten Tentakeln umgebenen Mund. Die Höhe vom Munde bis an die unterste Spitze ist ca. 12 mm; der größte Durchmesser ca. 2 mm. In $^3/_4$ seiner Höhe ist der Polyp mit Blastostylen besetzt.

Die Gonophoren sitzen, einer oder zwei, auf jedem Blasto-

style (weiblich), so groß, dass dieser nebst ihnen fast ganz verschwindet. Schwach entwickelte Tentakel auf den Blastostylen.

Diese Art ist wohl die kleinste, bis jetzt bekannte, Myriothela, eigenthümlich für sie ist die Anordnung der nur oben rings um den Mund stehenden Tentakel so wie auch das Verhältnis, dass die Blastostyle ihren Ursprung von einem sehr großen Theil des Hydranthen haben.

Außer dem oder den großen Gonophoren, welche auf jedem Blastostyle beobachtet werden, zeigen sich auf Schnitten auch Anlagen in ihrer Entwicklung gehemmter Gonophoren.

Diese Art ist von M. Sars bei Tromsö gefunden.

Myriothela verrucosa n. sp. (Taf. XXVII, Fig. 45).

Der Polyp, ca. 4 cm hoch, nur 1—2 mm im Diameter, am dicksten in der Nähe des Mundes. Haftfäden entspringen von seiner Basis. Blastostyle sitzen auf dem untersten Fünftel auf, während der oberste Theil von Tentakeln bedeckt ist.

Gonophoren: 1—2 auf jedem Blastostyle. Sie besitzen Tentakel an ihrem distalen Ende; kleine aus Nesselzellen gebildete Tuberkeln über ihre Oberfläche zerstreut.

Die kleinen Ansammlungen von Nesselzellen an den Blastostylen sind die wesentliche Eigenthümlichkeit dieser Art. Sie werden mit unbewaffnetem Auge kaum wahrzunehmen sein.

Auf Schnitten durch junge Blastostyle beobachtet man sie als ziemlich scharfe Ektodermausbuchtungen, mit einer regelmäßigen, dichtgestellten Reihe von Nesselzellen außen im Rande, und innerhalb dieser Ausbuchtungen ist das Entoderm in zwei Schichten mit einem kleinen Hohlraume zwischen beiden gespalten. An vollständig entwickelten Blastostylen sieht man sie nur als schwache Verdickungen der Wand; sie erinnern dann im Aussehen sehr an die zusammengedrückten Radialkanäle, welche man an den Wänden der reifen Gonophoren wahrnehmen kann; als solche aber können sie kaum betrachtet werden, da sie, so weit ich beobachtet habe, über das Ganze unregelmäßig vertheilt und ohne inneren Zusammenhang sind.

Myriothela gigantea n. sp. (Taf. XXVII, Fig. 46—47).

Der Polyp, ca. 30 cm lang, hat seinen größten Durchmesser, 7—10 mm, an der Basis und nimmt gleichmäßig nach oben in einem feinen Faden ab. Eine wurzelähnliche Spitze mit Haftfäden erstreckt sich nach unten von der Basis des Polypen. Blastostyle

finden sich zerstreut über die unterste Hälfte, und oberhalb derselben. und zum Theil zwischen ihnen stehen Tentakel. Die Blastostyle sind bei Exemplaren von weiblichem Geschlecht sehr lang (10—20 mm) und dünn mit 1—2 großen Gonophoren und Tentakeln am distalen Ende. Die männlichen Blastostyle sind kürzer, 6—7 mm, mit vielen Gonophoren.

Unter vielen Fragmenten von Myriothela lagen zwei ganze Exemplare vor, die mit der obenstehenden Diagnose übereinstimmten. Sie unterscheiden sich von M. phrygia durch die Anheftungsweise, indem sie einen wurzelförmigen Fortsatz haben, an den die Haftfäden befestigt sind, — wie auch dadurch, dass die Blastostyle längs des Polypen weit nach oben zerstreut sind. Da die Gonophoren bei dem einen Exemplar weiblichen, bei dem anderen männlichen Geschlechts sind, halte ich es für möglich, dass der gewiss ziemlich große Unterschied in der Form der Blastostyle sich von diesem Verhältnis herschreibt; vielleicht aber werden spätere Untersuchungen darthun, dass die zwei Exemplare zwei verschiedene Arten repräsentiren.

Ich habe sie, so weit wie möglich, nach den Spiritusexemplaren genau abgebildet; es ist aber nicht ausgeschlossen, dass das eigenthümliche, fadenförmige Aussehen der Polypen und Tentakel ein Produkt mangelhafter Konservirung ist.

Die Art wurde während der Nordmeer-Expedition den 19. Juli 1878 in 75° 12′ N.B. und 3° 2′ Ö.L. in einer Tiefe von 2195 m mit Temperatur ÷ 1,57° C. gefunden.

Zur selben Zeit wurden auch einige sehr große Exemplare von Myriothela phrygia gefunden, von welchen nur Fragmente vorhanden sind. Prof. Sars hat sie während der Expedition abgebildet, und seiner Zeichnung[1] nach sind sie ca. 40 cm lang, mit einem Durchmesser an der Basis von ca. 2 cm und weiter nach oben 6 bis 10 mm. Blastostyle sitzen auf dem untersten ca. 8 cm langen Theile auf, sind traubenförmig bei männlichen Exemplaren und dünn mit 1—2 großen Gonophoren bei weiblichen Thieren. Der oberste Theil des Polypen ist mit Tentakeln dicht besetzt. Die vollentwickelten Larven sind oval, 8—10 mm lang, und ca. 5 mm in ihrem größten Durchmesser.

Diese Exemplare sind sonach weit größer als die von Sars beschriebene M. phrygia; ich rechne sie aber vorläufig zu dieser Art, da ich sie nicht näher habe untersuchen können.

---

[1] Wird im Bericht über die Nordmeer-Expedition reproducirt werden.

Fam. Corynidae.

Athekate Hydroiden mit zerstreuten, kapitaten Tentakeln.

Nach meiner Auffassung der Systematik der Hydroiden muss ich auch hier die zwei Genera Coryne und Syncoryne vereinen.

Gen. Coryne.

Der Hydrocaulus wohl entwickelt, mittels fadenförmiger Hydrorhiza befestigt; mit chitinösem Perisark bekleidet. Medusoide Gonophoren. Kommen in Kolonien vor.

Coryne pusilla Gaertner.

Durch die Untersuchung der Originalexemplare für SARS' Beschreibung von Coryne (Stipula, Syncoryne) ramosa habe ich nichts gefunden, wodurch diese sich von C. pusilla bestimmt unterscheidet, und ich glaube desshalb diese zwei Arten zusammenziehen zu müssen.

Coryne hincksii n. sp. (Taf. XXVII, Fig. 48—49).

Der Hydrocaulus 3—4 cm hoch, schwach und unregelmäßig verästelt. Der Perisark fast ohne Ringe. Der Hydranth hat ziemlich kurze Tentakel und ca. 8 Gonophoren in einem Kreise nahe an der Basis.

Gonophoren ca. 8 mit vier Radialkanälen sitzen in einem Kreise in der Nähe der Basis des Hydranthen auf.

Die Art wurde bei Hammerfest in einer Tiefe von 100 Faden gefunden. Ihre Gonophoren, welche vier Radialkanäle haben, ohne den Bau der Medusen übrigens zu erreichen, charakterisiren sie als eine neue Art.

Sie bildet eine Übergangsstufe und verwischt die Grenze zwischen den zwei Genera Coryne und Syncoryne.

Coryne longicornis n. sp. (Taf. XXVII, Fig. 50).

Hydrocaulus, 1—2 mm hoch, unverästelt. Perisark ohne Ringe. Der Hydranth besitzt Tentakel, welche eben so lang sind wie er selbst und ca. 2 Gonophoren, die proximal zu demselben gestellt sind. Die Gonophoren werden wahrscheinlich freie Medusen mit vier Radialkanälen.

Diese Art, welche gewiss der kleinste Repräsentant der Familie ist, wurde bei Husö im Christianiafjord — leider nur in wenigen Exemplaren — gefunden.

Sie wurden an einem Bruchstücke einer Spongie gefunden, mit ihrer Hydrorhiza zwischen den Unebenheiten der Oberfläche dieser so gut versteckt, dass ich nur mit Gefahr das Ganze zu zerstören sie hervorpräpariren konnte.

Ich ziehe desshalb vor, die Beschreibung über dieselbe auf später zu verschieben, da es sehr wahrscheinlich ist, dass sie in Bezug auf die Form ihrer Hydrorhiza mit den übrigen Arten derselben Gattung übereinstimmt.

Ihr unverzweigter Hydrocaulus und die außerordentlich langen Tentakel sind — außer ihrer unbedeutenden Größe — Eigenthümlichkeiten, die sie als eine neue Art charakterisiren. Alle beobachteten Exemplare zeigen eine scharfe Biegung des Hydrocaulus gerade unterhalb des Hydranthen.

Christiania, im November 1897.

Litteratur.

Ein vollständiges Verzeichnis über die von mir benutzte Litteratur über Hydroiden wird im Bericht der Nordmeer-Expedition erscheinen, und ich nenne desshalb hier nur die wichtigsten Werke:

1. L. Agassiz, Contrib. to the Natural History of the U. States of America. Vol. IV. 1862.
2. G. J. Allman, A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. 1872.
3. —— On the Structure and Development of Myriothela. Phil. Trans. London 1876.
4. —— Report on the Hydroidae dredged by H. M. S. Challenger etc. 1888.
5. P. van Beneden, Recherches sur l'embryogenie des Tubulaires. Nouv. Mem. de l'Acad. Roy. Bruxelles. 1844.
6. Th. Hincks, A History of the British Hydroid Zoophytes. 1868.
7. G. M. R. Levinsen, Meduser, Cten. og Hydroider fra Grönlands vestkyst, med bemerkn. om Hydroidernes systematik. Vidensk. Med. Nat. Hist. Kjöbenhavn 1893.
8. S. Lovén, Bidrag till Kännedomen af slägterna Campanularia och Syncoryne. Vet. Akad. Handl. 1835.
9. G. O. Sars, Bidrag til Kundskaben om Norges Hydroider. 1873.
10. M. Sars, Bidrag til Söedyrenes Naturhistorie. 1829.
11. —— Beskrivelser og Iagttagelser etc. 1835.
12. —— Über die Fortpflanzungsweise einiger Polypen. Faun. lit. Norv. I. 1846.
13. —— Beretning om en i Sommeren 1849 foretagen zool. Reise i Lofoten og Finmarken 1850.
14. —— Nye og mindre bekjendte Coelenterater. Faun. lit. Norv. III. 1877.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXV.

Fig. 1—11. Gymnogonos crassicornis n. gen. et sp.

Fig. 1. Nat. Größe.

Fig. 2*a* und *b*. Schnitt durch einen der proximalen Tentakel; *a* eben an seinem Ausgangspunkt und *b* außen gegen die Spitze.

Fig. 3. Schematischer Längsschnitt durch den Hydranthen. *P*, Papillen; *P.T*, proximale Tentakel; *Gon*, Gonophoren; *D.T*, distale Tentakel.

Fig. 4. Querschnitt durch den Hydranthen gerade unterhalb der proximalen Tentakel mit Einbuchtungen zwischen denselben.

Fig. 5. Längsschnitt durch eine der Papillen von Heterostephanus annulicornis Allman. *Ekt*, *Ent*, das Ekto- und Entoderm des Hydranthen; *P.ekt*, *P.ent*, dieselben der Papillen.

Fig. 6. Querschnitt durch Papillen (*G.pap*) in der Nähe ihres Ursprunges.

Fig. 7—8. Zwei auf einander folgende Querschnitte durch den Hydranthen gerade unterhalb der Papille. *P* ist eine Zelle vom Entodermstrang derselben.

Fig. 9. Querschnitt durch Papille (*G.pap*).

Fig. 10. Querschnitt durch den Hydranthen in der Papillenregion. *P*, Papillen; *C*, Cuticula.

Fig. 11. Schnitt durch einen Gonophoren. *O*, Eier.

Fig. 12. Tubularia variabilis n. sp. Nat. Größe.

Fig. 13—19. Tubularia asymmetrica n. sp.

Fig. 13. Nat. Größe.

Fig. 14—17. Querschnitte durch einen Gonophoren derselben. Fig. 14 in der Richtung *ab* von Fig. 19. Fig. 15 durch *c—d*. Fig. 16 und Fig. 17 durch *e—f* und *g—h*.

Fig. 18. Längsschnitt durch zwei Gonophoren des nämlichen Blastostyles. *A*, Actinula; *p.t*, *d.t*, die proximalen und distalen Tentakel desselben; *Sp*, Spadix.

Fig. 19. Gonophor (weiblicher), von außen gesehen. *A*, Actinula; *Sp*, Spadix.

Tafel XXVI.

Fig. 20. Tubularia cornucopia n. sp. Nat. Größe.

Fig. 21. Lampra sarsii (etwas vergrößert).

Fig. 22. Eudendrium stratum n. sp. Schnitt durch den Hauptstamm.

Fig. 23. Dieselbe. Nat. Größe.

Fig. 24. Theilchen derselben. Vergrößert.

Fig. 25. Eudendrium vaginatum Allm. Blastostyl mit Gonophoren.

Fig. 26. Dieselbe. Vergrößert.

Fig. 27. Dieselbe. Nat. Größe.

Fig. 28. Eudendrium planum n. sp. Nat. Größe.

Fig. 29—30. Dieselbe. Blastostyl mit Gonophoren.

Fig. 31. Eudendrium annulatum. Nat. Größe.

Fig. 32. Dieselbe. Blastostyl mit Gonophoren.

Fig. 33*a* und *b*. Dieselbe (jung). Blastostyl mit Gonophoren.

Fig. 34. Bougainvillia benedenii. Nat. Größe.

Fig. 35. Dieselbe. Vergrößert.

Fig. 36. Hydractinia allmanii n. sp. Nat. Größe.
a. Dieselbe. Vergrößert.
Fig. 37. Querschnitt durch einen Gonophoren derselben.
Fig. 38. Hydractinia minuta n. sp. Vergrößert.
Fig. 39. Hydractinia humilis n. sp. Nat. Größe.
Fig. 39*a*. Dieselbe. Vergrößert.
Fig. 40. Schnitt durch Gonophoren derselben.
Fig. 41. Hydractinia ornata n. sp. Nat. Größe.
Fig. 41*a*. Dieselbe. Vergrößert.
Fig. 42. Hydractinia sarsii. Schnitt durch die Hydrorhiza.

Tafel XXVII.

Fig. 43. Myriothela mitra n. sp. Nat. Größe.
Fig. 44. Myriothela minuta n. sp. Vergrößert.
Fig. 45. Myriothela verrucosa. Nat. Größe.
Fig. 46—47. Myriothela gigantea n. sp. Nat. Größe. Fig. 46 Männchen, Fig. 47 Weibchen.
Fig. 48. Coryne hincksii n. sp. Nat. Größe.
Fig. 49. Theilchen derselben. Vergrößert.
Fig. 50. Coryne longicornis n. sp. Nat. Größe.
Fig. 50*a*. Dieselbe. Vergrößert.

Über den Bau und die Entwicklung der Linse.

(I. Theil.)

Von

Carl Rabl

(Prag).

Mit Tafel XXVIII—XXXI und 14 Figuren im Text.

In seiner »Organologie des Auges« macht R. LEUCKART[1] auf die innigen Wechselbeziehungen aufmerksam, welche zwischen der Schnelligkeit der Bewegung und dem Sehvermögen der Thiere bestehen. Je größer die Schnelligkeit eines Thieres ist, um so vollkommener ist auch im Allgemeinen sein Sehvermögen. Wie LEUCKART mit Recht betont, ist dies eine physiologische Nothwendigkeit und lässt sich schon aus der Natur der Gesichtswahrnehmungen ohne Weiteres ableiten.

Nun hängt aber das Sehvermögen in erster Linie von der Ausbildung der Augen ab, und dementsprechend treffen wir die vollkommensten Augen bei den schnellsten, die unvollkommensten bei den langsamsten Thieren. Wir dürfen aber noch einen Schritt weiter gehen. Es ist klar, dass ein noch so vollkommenes Auge nichts nützen würde, wenn nicht zugleich die nervösen Centralorgane, zu denen die Sehnervenfasern führen, gleich gut ausgebildet wären. Und da in dieser Hinsicht in erster Linie das Mittelhirn in Betracht kommt, so dürfen wir bei den raschen Thieren ein gut entwickeltes, bei den langsamen ein minder ausgebildetes Mittelhirn erwarten. Diese Erwartung trifft auch in der That vollkommen zu. Freilich ist es schwer, bei erwachsenen Thieren die relative Größe und Ausbildung des Mittelhirns, seine Beziehung zur Größe und Ausbildung der Augen, mit wünschenswerther Genauigkeit abzuschätzen. Dagegen gelingt dies verhältnismäßig leicht bei Embryonen.

[1] RUD. LEUCKART, Organologie des Auges. Handbuch der gesammten Augenheilkunde von A. GRAEFE und TH. SAEMISCH. I. Bd. Leipzig 1874.

Das Mittelhirn liegt bekanntlich der Scheitelkrümmung zu Grunde, und je größer dasselbe ist, um so stärker springt die Scheitelkrümmung hervor. Bei den Embryonen und Larven der Petromyzonten ist das Mittelhirn klein, unansehnlich, und eine Scheitelkrümmung fehlt so gut wie vollständig. Damit steht auch die sehr geringe Größe und mangelhafte Ausbildung der Augen in innigem Zusammenhang. Eine Scheitelkrümmung tritt zuerst bei den Selachiern auf; das Mittelhirn wölbt sich hier schon bei ganz jungen Embryonen mächtig hervor, und im Zusammenhang damit erreichen auch die Augen bald eine beträchtliche Größe. Viel geringer ist die Scheitelkrümmung der Amphibien und damit stimmt auch die verhältnismäßig geringe Größe ihrer Augen überein. Vielleicht besitzen unter allen gnathostomen Wirbelthieren die Urodelen die kleinsten Augen. Dagegen sind die Amnioten hinwieder durchweg durch eine gut entwickelte Scheitelkrümmung ausgezeichnet. Am wenigsten springt sie bei den Säugethieren, am stärksten bei den Vögeln hervor, die überhaupt die stärkste Scheitelkrümmung und das mächtigste Mittelhirn unter allen Wirbelthieren besitzen. Dem entspricht auch die Größe der Augen. Diese ist bei den Vögeln am bedeutendsten, bei den Säugethieren am geringsten.

Von dem allgemeinen Satze, dass mit der Größe und Ausbildung der Augen die Scheitelkrümmung wächst, machen nur die Teleostier und vielleicht auch die Ganoiden eine Ausnahme. Bei ihnen ist die Scheitelkrümmung sehr klein, so klein, dass sie einmal von einem Embryologen ganz in Abrede gestellt werden konnte, und doch sind die Augen schon bei ganz jungen Embryonen sehr groß und gut ausgebildet. Das Missverhältnis ist indessen nur ein scheinbares. Denn Jeder, der das Gehirn der Knochenfisch- oder Ganoidenembryonen kennt, weiß, dass trotz der mangelhaften Scheitelkrümmung das Mittelhirn doch schon frühzeitig mächtig ausgebildet ist. Dass das Mittelhirn hier keine oder nur eine geringe Wölbung hervortreibt, hat lediglich den Grund in den eigenthümlichen Organisationsverhältnissen des Vorderhirns. Hier ist bekanntlich das Pallium zu einer dünnen epithelialen Platte reducirt, während andererseits die basalen Theile mächtig entfaltet sind. Durch diese mit einer entsprechenden Streckung verbundene, mächtige Ausbildung der ventralen Theile des Vorderhirns wird die Hervorwölbung der dorsalen Hälfte des Mittelhirns, welche sonst eine Scheitelkrümmung erzeugen müsste, mehr oder weniger ausgeglichen.

So sehen wir, dass Mittelhirn und Auge in ihrer Ausbildung bei

allen Wirbelthieren Hand in Hand gehen. Dabei ist es gewiss von Interesse, dass schon in der Organisation ganz junger Embryonen die Lebensverhältnisse der erwachsenen Thiere zum Ausdrucke kommen.

Eine ganz andere Erklärung erfordern die anderen Krümmungen des embryonalen Körpers, und wenn diese auch zu dem Gegenstande dieser Abhandlung in keiner Beziehung stehen, so will ich sie doch im Anschlusse an das über die Scheitelkrümmung Gesagte hier kurz besprechen. Es dürfte dies um so mehr am Platze sein, als die bisherigen Erklärungsversuche, wie mir scheint, durchaus unzureichend sind.

Was zunächst die Nackenkrümmung betrifft, so ist bekannt, dass sie sich etwas später, als die Scheitelkrümmung entwickelt, und dass sie ziemlich genau der Grenze zwischen Kopf und Nacken entspricht. So wie der Scheitelkrümmung das Mittelhirn zu Grunde liegt, liegt der Nackenkrümmung das Hinterende der Medulla oblongata zu Grunde. Und doch kann diese nicht das veranlassende Moment der Krümmung sein; denn sonst müsste die Nackenkrümmung gerade bei den niedersten Thieren, bei denen die Medulla oblongata die relativ stärkste Ausbildung zeigt, auch am stärksten entwickelt sein. Nun finden wir aber im Gegentheil, dass den niederen Wirbelthieren bis zu den Amphibien hinauf die Nackenkrümmung vollkommen fehlt. Auch bei den Amphibien ist sie, wenn überhaupt vorhanden, nur eben angedeutet. Gut entwickelt ist sie erst bei den Amnioten. Aber auch hier ist der Grad ihrer Ausbildung sehr verschieden. Am wenigsten ist sie bei den Reptilien ausgeprägt, viel besser bei den Säugethieren, und am stärksten bei den Vögeln[1]. Sie kommt demnach nur denjenigen Wirbelthieren zu, welche einen Hals besitzen; sie fehlt den Cyclostomen und Fischen vollständig, ist

[1] Darüber sind indessen die Ansichten getheilt. So schreibt Minot (Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, Leipzig 1894, p. 617): »Bei den Ichthyopsiden ist sie (die Nackenkrümmung) nur sehr schwach ausgebildet, stärker bei den Vögeln und Reptilien, ihr Maximum erreicht sie jedoch erst bei den Säugethieren, und speciell beim Menschen.« Dass die Nackenkrümmung nicht, wie Minot meint, bei den Säugethieren und speciell beim Menschen stärker ausgeprägt ist, als bei den Vögeln, davon kann man sich am besten überzeugen, wenn man eine Zeichnung eines Säugethierembryo, am besten eines menschlichen Embryo aus dem Ende der vierten oder dem Anfang der fünften Woche, neben eine solche eines Hühner- oder Entenembryo legt. Die Täuschung, in welche Minot und lange vor ihm, wenn ich nicht irre, schon Rathke verfallen ist, konnte dadurch hervorgerufen werden, dass die Nackenkrümmung bei den Vögeln einen mehr gleichmäßigen Bogen bildet, während sie sich zugleich über eine viel größere Strecke ausdehnt, als bei den Säugethieren.

bei den Amphibien, die bekanntlich nur einen Halswirbel besitzen, sehr wenig entwickelt, tritt bei den Reptilien deutlicher auf und ist bei den Vögeln, die unter allen Wirbelthieren den längsten Hals besitzen, am stärksten ausgeprägt. Unter den Vögeln ist bei der Ente der Nacken stärker gekrümmt, als beim Huhn, und unter den Säugethieren zeigen, so viel bekannt[1], die Cetaceen die geringste Nackenkrümmung. Es muss also wohl in der Art der Entwicklung des Halses das ursächliche Moment für das Zustandekommen der Nackenkrümmung zu suchen sein.

Nun ist der Hals entwicklungsgeschichtlich ein sehr komplicirter Körpertheil[2]. Er baut sich aus Theilen des Kopfes und Theilen des Rumpfes auf; wenn auch im Detail Manches dagegen eingewendet werden kann, so darf man doch im Allgemeinen sagen, dass sich am Hals Kopf und Rumpf in der Weise über einander schieben, dass die dorsale Hälfte des Halses, der Nacken, vom Rumpfe aus entsteht, während die ventrale Hälfte, der Hals im engeren Sinne, vom Kopf aus den Ursprung nimmt. Diese ventrale Hälfte des Halses besteht zunächst nur aus dem zweiten und den diesem folgenden Kiemenbogen; sie ist also Anfangs sehr viel weniger ausgedehnt, als die dorsale Hälfte, die von sehr frühen Stadien an aus einer größeren oder geringeren Zahl von Rumpfsegmenten, die ungefähr der Zahl der späteren Segmente des Halses entspricht, zusammengesetzt ist. Es ist also gewissermaßen der Rumpftheil des Halses um den Kopftheil herumgebogen, und zwar um so mehr, je größer das Missverhältnis zwischen beiden ist, oder, mit anderen Worten, je größer die Zahl der Segmente des Halses und je kleiner die Zahl der Kiemenbogen ist. Dieses Missverhältnis gleicht sich später allmählich aus, indem das Kiemenbogengebiet an Ausdehnung mehr und mehr gewinnt. Dabei spielt bekanntlich vor Allem der zweite Kiemenbogen eine wichtige Rolle, indem er die folgenden überwächst und sich allmählich gegen die Brust vorschiebt. In demselben Maße, als sich das Missverhältnis ausgleicht, streckt sich die Nackenkrümmung, um endlich zu verschwinden.

Was die sogenannte Brückenkrümmung betrifft, so ist dieselbe gegenwärtig noch ziemlich schwer zu erklären. Ich möchte sie am

---

[1] Vgl. GUSTAV GULDBERG und FRIDTJOF NANSEN, On the development and structure of the Whale. — I. On the development of the Dolphin. Bergens Museum. V. 1894.

[2] Vgl. meinen Vortrag »Zur Bildungsgeschichte des Halses« in der »Prager medicin. Wochenschrift« 1886, Nr. 52.

ehesten mit der Ausbildung des Kleinhirns in causalen Zusammenhang bringen; denn es scheint, dass sie bei jenen Formen am frühesten und stärksten entwickelt ist, welche das größte Kleinhirn besitzen[1].

Die Schwanzkrümmung endlich bietet dem Verständnisse kaum irgend welche Schwierigkeiten. Es bleibt ja bekanntlich bei allen Wirbelthieren die ventrale Hälfte der Caudalregion im Wachsthum gegen die dorsale zurück, und man kann sogar vielleicht schon bei den Cyclostomen eine erste Andeutung einer Schwanzkrümmung erkennen. Bei dem Zustandekommen dieser Krümmung spielt aller Wahrscheinlichkeit nach die Rückbildung des postanalen Darmes eine nicht unwichtige Rolle.

Aus dem Gesagten geht wohl mit Sicherheit hervor, dass wir für die verschiedenen Krümmungen verschiedene Causalmomente in Rechnung zu ziehen haben, und dass es nicht angeht, alle von einem und demselben Gesichtspunkte aus erklären zu wollen.

Wie erwähnt, sind verschiedene Versuche gemacht worden, die Krümmungen zu erklären. So hat RATHKE[2] die Scheitel- und Nackenkrümmung aus dem Umstande ableiten zu sollen gemeint, dass das Achsenskelet vor dem proximalen Ende der Chorda und an der Grenze zwischen Schädel und Wirbelsäule eine größere Nachgiebigkeit besitze; in Folge dessen sollen an diesen Stellen Knickungen entstehen, die dann auch am Hirn zum Ausdruck kommen. KÖLLIKER[3] erblickt die Ursache der Krümmungen in Wachsthumsdifferenzen zwischen der dorsalen und ventralen Hälfte des Körpers. Er schreibt: »Was die Ursache dieser Krümmungen im Allgemeinen anlangt, so werden dieselben unstreitig dadurch bedingt, dass der Rücken und vor Allem das centrale Nervensystem .... mehr als die Theile der Bauchseite wachsen, wodurch der Embryo nothwendigerweise nach dem Rücken zu konvex wird. Später rücken dann diese Theile im Wachsthum langsamer vor und beginnen die Organe der Ventralseite sich zu entwickeln, worauf dann der Embryo gewissermaßen sich aufrollt.« In ähnlicher Weise erklärt HIS[4] die Krümmungen als die Folgen seines »Princips ungleichen Wachsthums« und erläutert sie an den Form-

---

[1] Vgl. die ähnlich lautenden Angaben von HIS in »Unsere Körperform«. Leipzig 1874. p. 107.

[2] Citirt nach O. SCHULTZE, Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugethiere. Leipzig 1897.

[3] A. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1879. p. 256.

[4] W. HIS, l. c. p. 93 ff.

veränderungen einer sich biegenden elastischen Röhre. Dieser Auffassung schließt sich MINOT[1] vollinhaltlich an, indem er den Gegenstand mit der kurzen Bemerkung abthut: »Die Entstehungsursache aller Gehirnkrümmungen ist natürlich das ungleiche Wachsthum der verschiedenen Theile des Kopfes.« Auch O. HERTWIG[2] geht über die Krümmungen des Embryo mit ein paar kurzen Bemerkungen hinweg. Er schreibt: »Die Ursache für die Entstehung der Krümmungen, die für die Hirnanatomie von grundlegender Bedeutung sind, ist wohl in erster Linie in einem starken Längenwachsthum zu suchen, durch welches sich das Hirnrohr namentlich in seiner dorsalen Wand vor den umgebenden Theilen auszeichnet.« Nun wird es gewiss Niemandem in den Sinn kommen, die Thatsache des ungleichen Wachsthums in Zweifel zu ziehen; aber man darf nicht glauben, eine entwicklungsgeschichtliche Erscheinung dadurch, dass man sie auf das ungleiche Wachsthum der einzelnen Theile des embryonalen Körpers zurückführt, zu »erklären«; man giebt damit keine Erklärung, sondern nur eine Umschreibung des thatsächlichen Verhaltens. —

Es wurde früher auf das Wechselverhältnis zwischen der Schnelligkeit eines Thieres und der Ausbildung seiner Augen aufmerksam gemacht und gezeigt, dass der Grad der Ausbildung der Augen wieder in der Entwicklung des Mittelhirns zum Ausdrucke kommt. Die Differenzen in der Größe der Augen und des Mittelhirns treten aber, wie gezeigt wurde, bei den verschiedenen Thieren schon so frühzeitig in die Erscheinung, dass sie einen wesentlichen Einfluss auf die Formverhältnisse der Embryonen nehmen.

Auf den folgenden Blättern soll nun gezeigt werden, dass an der Vervollkommnung des Auges auch die Linse einen sehr wesentlichen Antheil nimmt. Da aber der feinere Bau der Linse nur aus ihrer Entwicklung verständlich wird, so habe ich der Darstellung des Baues der fertigen Linse jedes Mal eine kurze Darstellung ihrer Entwicklung vorausgeschickt. Wenn auch bekanntlich über den Bau und die Entwicklung der Linse sehr zahlreiche Arbeiten vorliegen und es fast den Anschein haben könnte, dass nichts wesentlich Neues mehr gesagt werden könne, so hoffe ich doch, dass sich der Leser bald vom Gegentheil überzeugen wird.

Es würde mir nicht sehr schwer fallen, eine ziemlich vollständige

---

[1] MINOT, l. c. p. 617.

[2] O. HERTWIG, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 4. Aufl. Jena 1893. Ähnliche Angaben, wie in den citirten Lehrbüchern, finden sich noch in mehreren anderen.

Darstellung der Entwicklung des ganzen Auges zu geben, wenigstens eine vollständigere, als sie bisher gegeben wurde. Obwohl dies Anfangs meine Absicht war, bin ich doch davon bald zurückgekommen, einmal, weil ich die Zahl der Tafeln, die ohnedies eine ziemlich große ist, um mindestens das Doppelte hätte vermehren müssen, dann auch, weil mich eine solche Arbeit von meinen anderen Arbeiten von mehr allgemein morphologischem Interesse allzusehr abgelenkt hätte. Indessen konnte ich doch nicht umhin, zuweilen eine Ausnahme zu machen.

I. Selachier.

A. Entwicklung. Meine Beobachtungen beziehen sich in erster Linie auf Pristiurus melanostomus; außerdem habe ich einige Stadien von Torpedo marmorata und ocellata untersucht.

Der jüngste Pristiurusembryo, an dem etwas von einer Linsenanlage zu sehen war, hatte 45 Urwirbel. Zur Orientirung über die Entwicklung anderer Sinnesorgane theile ich mit, dass die Gehörgrube ihre größte Tiefe erreicht hatte, dass aber ihre Eingangsöffnung noch keine Tendenz zeigte, sich zu verkleinern. Die Nasengrube war seicht und von einem dicken, einschichtigen Cylinderepithel ausgekleidet. — Die Linsenanlage gab sich als eine eben merkbare Verdickung des Ektoderms über der Mitte der Augenblase zu erkennen (Taf. XXVIII, Fig. 1 *l*); die Zellen lagen aber noch in einfacher Schicht. Ventral von dieser Stelle wurde das Ektoderm zunächst wieder etwas niedriger, um sich aber alsbald wieder in sehr auffälliger Weise zu verdicken und zugleich zu einer kleinen, flachen Grube, der Nasengrube (*ng*), einzusenken. Die Augenblase legte sich dem Ektoderm dicht an und war hier deutlich abgeflacht. Zwischen ihr und dem Ektoderm fand sich ein sehr feiner, vollkommen zellenfreier Spaltraum. In der Wand der Augenblase waren zahlreiche Theilungsfiguren zu sehen, die alle an der dem Lumen zugewendeten Seite gelegen waren. Über den Stiel der Blase zog der Trigeminus hinweg, der auf dem abgebildeten Schnitte zweimal getroffen ist (bei *tr* und *tr'*). An der medialen Seite von *tr* sieht man (bei *m*) eine solide Zellmasse, die sich, wie die benachbarten Schnitte lehren, in die Wand der ersten Kopfhöhle fortsetzt. — Vier andere Serien durch gleichalterige Embryonen zeigten wesentlich dasselbe Verhalten.

Bei einem Embryo mit 49—50 Urwirbeln ist die Linsenplatte erheblich dicker und in der Mitte zugleich deutlich mehrschichtig geworden (Fig. 2). Dass sie in der That mehrschichtig ist, geht

nicht bloß aus der Lagerung und Anordnung der Kerne, sondern ganz besonders aus der Stellung der Theilungsfiguren hervor. Bekanntlich[1] rücken in einschichtigen Epithelien, wenn dieselben auch noch so hoch sind, die Kerne, so bald sie sich zur Theilung anschicken, stets gegen die freie Seite des Epithels, ein Umstand, der zweifellos mit der unlängst von M. Heidenhain[2] nachgewiesenen Lage der Centrosomen in der Nähe des freien Endes der Zellen zusammenhängt. Nun trifft man zwar auch jetzt, in der verdickten Linsenplatte, einzelne Theilungsfiguren dicht unter der Oberfläche des Epithels; andere dagegen, — und dies ist eben von entscheidender Bedeutung, — sind mehr oder weniger tief unter der Oberfläche gelegen. Dies ist auch bei den beiden Tochtersternen oder Tochterknäueln der abgebildeten Figur der Fall. — Die Linsenplatte ist nach außen plan, nach innen konvex. An ihrer Außenfläche ist ab und zu (so z. B. an der linken Seite des Embryo, dem der Schnitt der Fig. 2 entnommen ist) eine Spur einer Einsenkung zu sehen. Ihre Innenfläche legt sich in eine kleine Delle der Augenblase hinein. Diese zeigt also den Beginn einer Einstülpung; ihre mediale Wand ist nicht unerheblich dünner als die laterale.

Noch dicker ist die Linsenplatte bei einem Embryo von 52 Urwirbeln (Fig. 3); zugleich zeigt sie eine deutliche, wenn auch seichte grubenförmige Einsenkung. Die Vermehrung der Zellen ist jetzt augenscheinlich eine ungemein lebhafte; dort, wo die Platte am dicksten ist, trifft man Theilungsfiguren in allen Schichten. — Die Augenblase ist jetzt so tief eingestülpt, dass es wohl schon erlaubt ist, von einer sekundären Augenblase zu sprechen. Die beiden Schichten derselben sind, wie früher, von verschiedener Dicke. — An einem anderen, nur um etwas weniges älteren Embryo (von 53 bis 54 Urwirbeln) war die Grube an der Außenfläche der Linsenplatte viel weniger deutlich als hier.

Bei einem Embryo von 55 Urwirbeln ist die Linsenplatte noch dicker und die Linsengrube noch tiefer als bei dem Embryo von 52 Urwirbeln (Fig. 4). Auch jetzt trifft man Theilungsfiguren in allen Schichten. Die Linsenplatte ist jetzt gegen die Umgebung schärfer abgegrenzt, als früher; namentlich nach unten ist die Grenze sehr deutlich.

---

[1] Vgl. meine Bemerkung auf der Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Straßburg im Els. 1894.

[2] M. Heidenhain, Über die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembryos etc. Schwalbe's Morphol. Arbeiten. III. Bd. 1. Heft.

Erheblich weiter entwickelt ist die Linsenanlage bei einem Embryo von 63 Urwirbeln. Sie stellt hier eine annähernd kugelige, solide Zellmasse dar, die außen mit dem Ektoderm zusammenhängt und in die sich hier eine ziemlich tiefe, trichterförmige Grube einsenkt (Fig. 5). An dieser Zellmasse kann man eine peripherische Lage kubischer oder kurz cylindrischer Zellen und eine centrale Anhäufung rundlicher Elemente unterscheiden. An einzelnen Stellen bemerkt man in dieser Zellmasse Theilungsfiguren. — Von den beiden Wänden der Augenblase ist die mediale in der Mitte, also ungefähr in der Höhe der Linsenanlage, dünner und deutlich einschichtig; von da nimmt ihre Dicke gegen den Umschlagsrand zu. Die laterale oder innere Wand zeigt überall die gleiche Dicke. Zwischen ihr und der Linsenanlage findet sich wieder nur ein minimaler Spaltraum, ganz ohne zellige Elemente. — Eine Serie durch einen Embryo von 62 Urwirbeln zeigte wesentlich dasselbe Verhalten. Dessgleichen eine Horizontalschnittserie durch einen Embryo mit 63 Urwirbeln. Nur war hier die Grube nicht so tief und der Zusammenhang der Linsenanlage mit dem Ektoderm nicht mehr in so großer Ausdehnung erhalten.

Die Ablösung der Linsenanlage von ihrem Mutterboden macht nun rasche Fortschritte. Bei einem Embryo von 63 bis 64 Urwirbeln ist der Zusammenhang mit dem Ektoderm auf eine sehr kleine Stelle eingeengt (Fig. 6) und die trichterförmige Grube daselbst ist fast völlig geschwunden. Eine Andeutung davon ist nur mehr an dem Schnitte, welcher dem abgebildeten in der Serie folgt, vorhanden. In der Nachbarschaft ist das Ektoderm abgeflacht. — Ganz solid ist die Zellmasse jetzt nicht mehr. Man sieht vielmehr bei aufmerksamer Betrachtung in der Nähe der Stelle, an welcher die meisten Theilungsfiguren liegen, ein ganz minimales, spaltförmiges Lumen. Dasselbe ist nur auf wenigen Schnitten zu sehen und seine Lage in der medialen Hälfte der fraglichen Zellmasse lässt keinen Zweifel darüber aufkommen, dass es mit der Grube, die sich früher von außen her in die Zellmasse einsenkte (vgl. Fig. 4 und 5), in keinem genetischen Zusammenhange steht. Mit dem Auftreten dieses kleinen Lumens ist der erste Anfang der Umbildung der im Übrigen noch ganz soliden Zellmasse in das hohle Linsenbläschen gegeben.

Bei einem Embryo von 66—68 Urwirbeln hat sich die Verbindung der Linsenanlage mit dem Ektoderm vollkommen gelöst und dieses zieht als niedriges Epithel flach darüber hinweg (Fig. 7). In der medialen Hälfte der Linsenanlage findet sich, als Fortbildung des

kleinen Lumens des früheren Stadiums, eine enge, spaltförmige Höhle, aus deren Form und sonstigem Verhalten mit Sicherheit zu entnehmen ist, dass sie durch Dehiscenz der Zellen entstanden ist. An den Wänden der Höhle sieht man nämlich, wie auch an dem abgebildeten Schnitte, mannigfache Erhebungen und Vertiefungen, die genau in einander passen, ein Umstand, der nur durch die Annahme einer Dehiscenz seine Erklärung finden kann. Die mediale, der Augenblase zugewendete Wand des Linsenbläschens besteht nunmehr aus einem einschichtigen, hochcylindrischen Epithel; die laterale, dem Ektoderm zugewendete, wird dagegen zum überwiegenden Theile aus ganz unregelmäßig geformten Zellen aufgebaut. Nur die ganz an der Peripherie gelegenen Zellen lassen auch hier die Tendenz, sich epithelial anzuordnen, erkennen, und zwar um so deutlicher, je näher der medialen Wand sie liegen.

Zwischen der medialen Fläche der Linse und dem inneren Blatte der sekundären Augenblase ist eine Höhle entstanden von der in der Figur dargestellten Form. Die äußere Wand der Augenblase ist jetzt überall deutlich einschichtig, jedoch nimmt ihre Dicke, wie früher, von der Mitte gegen den Umschlagsrand allmählich zu.

Ein anderer Embryo von 67—68 Urwirbeln zeigte im Wesentlichen das auf Fig. 6 dargestellte Verhalten; er war also in Beziehung auf die Entwicklung seiner Augen etwas zurückgeblieben. — Ein Embryo von ungefähr 70 Urwirbeln bot wesentlich dieselben Bilder, wie der Embryo von 66—68 Urwirbeln; nur war am Ektoderm die Stelle, an der die Verbindung der Linsenanlage bestanden hatte, noch in Form einer leichten Verdickung zu erkennen.

Die Höhle des Linsenbläschens nimmt ziemlich rasch an Größe zu. Bei einem Embryo von ca. 74 Urwirbeln (Fig. 8) erscheint sie auf dem Querschnitte ungefähr dreieckig und setzt sich oben und unten noch in eine feine Spalte fort. Die Wand des Bläschens hat fast überall den Charakter eines hohen, einschichtigen Cylinderepithels; nur außen, wo die Linse dem Ektoderm anliegt, sind die Zellen noch nicht epithelial geordnet. Mit dieser Wand steht die Zellmasse in Verbindung, die weit in das Lumen des Bläschens vorragt. — Der Raum zwischen Linse und sekundärer Augenblase ist bei diesem Embryo etwas enger, als bei dem, dem der Schnitt der Fig. 7 entnommen war. In ihm sieht man ein sehr feines, dem Anscheine nach strukturloses Häutchen, das, wie eine Untersuchung mit Ölimmersion ergiebt, aus zwei Lamellen besteht, zwischen welchen eine feinkörnige Masse eingeschlossen ist. — Ein Embryo von 76

und ein zweiter von ungefähr 78 Urwirbeln zeigten wesentlich das gleiche Verhalten.

In dem nächsten von mir untersuchten Stadium, bei einem Embryo von ungefähr 87 Urwirbeln, ist die Linse erheblich größer geworden und ihre Höhle hat an Umfang und Ausdehnung beträchtlich gewonnen (Fig. 9). Die Zellen sind fast durchwegs epithelial angeordnet. Nur unterhalb der Mitte der äußeren Wand findet sich noch ein unregelmäßiger Zellhaufen, der mit dieser Wand an mehreren Stellen innig zusammenhängt. — Die innere Wand ist dicker geworden, indem ihre Zellen in die Länge gewachsen sind und sich zu Fasern umzuwandeln begonnen haben. Gegen das Lumen springt die innere Wand polsterartig vor, während sie an ihrer Außenfläche eine eben merkliche Einsenkung aufweist. Über diese Fläche ziehen wieder zwei ungemein zarte, strukturlose Häutchen hinweg, welche einen engen Spaltraum zwischen sich fassen, der, wie früher, von einer feinkörnigen Masse erfüllt ist. Ein ähnlicher Spaltraum findet sich zwischen dem inneren Häutchen und der Oberfläche der Linse; jedoch enthält derselbe keinen geformten Inhalt. Die Bedeutung der beiden Häutchen, die sich, wie bemerkt, schon bei einem Embryo von ungefähr 74 Urwirbeln bemerkbar machten, ist schwer mit Sicherheit zu entscheiden; ich halte es für das Wahrscheinlichste, dass das innere Häutchen die in Bildung begriffene Linsenkapsel ist, die sich bei der Härtung von der Oberfläche der Linse abgehoben hat, während das äußere vielleicht eine von der Innenfläche der sekundären Augenblase abgelöste Basalmembran vorstellen könnte. — Der große, zwischen Augenblase und Linse gelegene Raum war wohl sicher von Flüssigkeit erfüllt; Zellen sind in ihm jetzt eben so wenig wie früher zu sehen.

Bei einem, um ein Geringes jüngeren Embryo, an dem ich 83 Urwirbel zählte, war die Linse und überhaupt das ganze Auge ein klein wenig weiter entwickelt, als in dem eben beschriebenen Fall.

Der jüngste Embryo, bei welchem die Wände des Linsenbläschens durchaus epithelialen Bau zeigten, hatte ungefähr 95 Urwirbel (Fig. 10). Die Elemente des Zellhaufens, der in früheren Stadien mit der äußeren Wand im Zusammenhang stand und einen Bestandtheil derselben bildete, haben sich also zwischen die anderen Epithelzellen eingeordnet. Eine andere Möglichkeit erscheint bei einem Vergleich der Figg. 7—10 ausgeschlossen; denn es ist nirgends auch nur die geringste Spur eines Zerfalls jener Zellmasse oder einer Auflösung derselben zu sehen. — Man mag darüber getheilter Mei-

nung sein, ob das Epithel der äußeren Wand des Linsenbläschens jetzt als einschichtig oder mehrschichtig aufzufassen sei; Zellgrenzen sind ja nirgends deutlich zu sehen. Was mich betrifft, so halte ich es für einschichtig und zwar auf Grund der Theilungsfiguren; diese haben alle dieselbe Lage, wie in einschichtigen Epithelien. Wäre das Epithel mehrschichtig, so müssten die Theilungsfiguren mehr gleichmäßig durch die ganze Dicke der Wand vertheilt sein. — Die äußere Wand des Linsenbläschens ist in der Mitte am dünnsten; von da nimmt sie gegen den Äquator allmählich an Dicke zu, um dann, jenseits des Äquators, wieder etwas abzunehmen. — Die mediale oder innere Wand des Linsenbläschens ist erheblich dicker geworden; ihre Zellen sind zu kurzen Fasern ausgewachsen. An den mit Kochenillealaun gefärbten Präparaten ist das dem Lumen des Bläschens zugewendete Ende der Fasern dunkler gefärbt, als das entgegengesetzte. Dieses ist als basales, jenes als freies aufzufassen und es giebt sich also in diesem Stadium ein Unterschied in der Differenzirung der beiden Faserenden zu erkennen. — Die meisten Zellkerne dieser Wand sind langgestreckt; einzelne aber zeichnen sich durch ihre mehr rundliche Form, ihre schwache Tinktion und ihre scharf kontourirten Kernkörperchen aus. — Es ist gewiss von Interesse, dass schon in den jüngsten Stadien, in welchen sich ein Unterschied zwischen Linsenepithel und Linsenfasern bemerkbar macht, die Grenze zwischen beiden ziemlich weit hinter dem Äquator gelegen ist. — Hinter der Linse findet sich wieder ein mit feinkörniger Masse erfüllter Raum, der durch ein dünnes Häutchen abgeschlossen wird. Ein zweites Häutchen ist hier nicht zu sehen. Es hat sich also in diesem Fall die Linsenkapsel bei der Härtung von der Oberfläche der Linse nicht abgehoben.

Ein anderer Embryo von ungefähr gleichem Alter (mit 94 Urwirbeln) zeigte in Beziehung auf den Bau der Linse wesentlich das gleiche Verhalten. Um eine Vergleichung mit späteren Stadien zu ermöglichen, bemerke ich, dass Embryonen dieses Alters eine Länge von 14—15 mm besitzen.

Die Linse nimmt nun sehr rasch an Größe zu. Bei einem Embryo von ungefähr 17 mm Länge hat sie auf dem Schnitt das Aussehen der Fig. 11. Sie hat sowohl im Durchmesser von Pol zu Pol, wie im Äquatorialdurchmesser um ein volles Drittel gewonnen. Das stärkste Wachsthum weist die mediale Wand auf, deren Dicke auf das Doppelte gestiegen ist; in Folge dessen ist die Höhle des Bläschens, wenn auch nicht absolut, so doch relativ kleiner geworden,

als sie im vorigen Stadium war. — Im Einzelnen zeigt die Linse in diesem Stadium folgende Eigenthümlichkeiten. Die äußere Wand oder das Linsenepithel ist jetzt in großer Ausdehnung deutlich einschichtig. Man kann höchstens noch darüber im Zweifel sein, ob sie auch in der Gegend des Äquators nur aus einer einzigen oder aber aus mehreren Schichten besteht. Hinter dem Äquator nimmt die Dicke, wie früher, wieder etwas ab. Die innere oder Linsenfaserwand bildet ein mächtiges, ins Lumen des Bläschens weit vorspringendes Polster. An der medialen Fläche ist sie etwas eingesenkt und hier hat sich die Linsenkapsel als ein dünnes Häutchen abgehoben. — Die Linsenfasern zeigen zweierlei Beschaffenheit; die centralen enthalten große, mehr oder weniger kugelige Kerne mit deutlichen, scharf kontourirten Kernkörperchen; die peripherischen, eben in Bildung begriffenen, besitzen mehr langgestreckte Kerne, die sich sehr viel dunkler färben, als die Kerne der centralen Fasern, und die mehr unregelmäßige chromatische Massen enthalten. Sie sind zugleich so gebogen, dass sie ihre Konkavität gegen den Rand des Linsenepithels kehren. Dagegen sind die centralen Fasern mehr gerade gestreckt oder konvergiren etwas gegen den Boden der kleinen Delle der Hinterfläche. Wie im vorigen Stadium sind auch jetzt die freien Faserenden dunkler gefärbt, als die basalen.

Die Linse besitzt jetzt an ihrer ganzen Oberfläche eine deutliche Kapsel. Da kein Mesodermgewebe in der Nähe ist, von dem aus sie entstanden sein könnte, so kann sie nur ektodermalen Ursprungs sein. Ich betrachte sie als eine an der Linsenoberfläche zur Ausscheidung gebrachte Basalmembran. Auf die mediale Wand der Kapsel folgt wieder ein mit feinkörniger Masse erfüllter Spaltraum, der nach innen, gegen die Retina, von einem zweiten sehr dünnen, aber weniger scharf kontourirten Häutchen abgeschlossen wird. Von diesem Häutchen ziehen faserartige Fortsätze oder Stränge mehr oder weniger weit durch den zwischen Linse und Retina gelegenen, offenbar mit Flüssigkeit erfüllten Raum, ohne aber die Retina zu erreichen. Ich werde darauf weiter unten noch zurückkommen und bemerke hier nur, dass ich alle diese Eigenthümlichkeiten für sehr wichtig in Beziehung auf die Frage nach der Entwicklung des Glaskörpers halte.

Bei einem Embryo von 19 mm Länge ist die Linse wieder erheblich gewachsen (Fig. 12). Ihr Äquatorialdurchmesser beträgt jetzt 0,48 mm, der Durchmesser von Pol zu Pol 0,30 mm. Sie hat in beiden Durchmessern gegen früher um ein Drittel zugenommen. Auch

jetzt ist es die Linsenfasermasse, die das mächtigste Wachsthum zeigt. Sie ist so dick geworden, dass die Höhle des Bläschens bis auf einen engen, spaltförmigen Raum geschwunden ist. Der Unterschied zwischen den centralen und peripherischen Fasern ist noch auffallender als früher. Die Kerne liegen in der centralen Masse sehr weit aus einander. Einzelne Kerne der peripherischen Fasern trifft man in Theilung; nie aber findet man Theilungsfiguren in der centralen Masse. — Die Hinterfläche der Linse ist abgeflacht und zeigt in der Mitte eine kleine Grube oder Einkerbung, die dadurch zu Stande gekommen ist, dass die mittleren Fasern im Wachsthum zurückgeblieben sind, während sich die sich daran anschließenden verlängert haben. So bekommt es den Anschein, als ob sich an der Hinterfläche eine Einstülpung ausgebildet hätte. Ich werde darauf weiter unten noch zurückkommen.

Das rasche Wachsthum der Linse ist um so auffallender, als gar keine Gefäße in der Nähe sind, die ihr Blut zuführen könnten. Mit dieser Größenzunahme ist eine eigenthümliche Veränderung ihrer Form verbunden. Beides lässt sich aus den folgenden Maßen gut beurtheilen. Bei dem zuletzt erwähnten Embryo von 19 mm Länge betrug, wie angeführt wurde, der Äquatorialdurchmesser 0,48 mm, der Durchmesser von Pol zu Pol 0,30 mm. Bei einem Embryo von 22,5 mm Länge betrugen dieselben Maße 0,54 und 0,35 mm; bei einem solchen von 25,3 mm Länge 0,66 und 0,56 mm; bei einem Embryo von 27 mm Länge 0,70 und 0,63 mm; bei einem Embryo von 30 mm Länge 0,87 und 0,79 mm; bei einem Embryo von 31 mm Länge 0,88 und 0,80 mm und endlich bei einem Embryo von 33—34 mm Länge 1,30 und 1,20 mm. Der zuletzt erwähnte Embryo war in anderer Weise gehärtet, als die übrigen und es war vielleicht die Linse etwas gequollen.

Aus diesen Maßen geht hervor, dass das Wachsthum der Linse in der Richtung der Hauptachse, d. h. in der Richtung von Pol zu Pol, ein rascheres ist, als in der Richtung des Äquatorialdurchmessers. Die Folge davon ist, dass sich die Linse mehr und mehr der Kugelform nähert. — Die äußere Fläche der Linse ist Anfangs stärker gekrümmt, als die innere; dies ändert sich allmählich und bei Embryonen von 30—31 mm Länge sind beide Flächen ungefähr gleich stark gewölbt; ja bei dem ältesten Embryo, von dem ich eine Querschnittserie besitze, ist sogar die innere Fläche deutlich stärker gewölbt, als die äußere. — Diese Formveränderung geht mit der Bildung einer Grube an der Hinterfläche Hand in Hand. Wie oben

erwähnt, kommt diese Grube dadurch zu Stande, dass die centralen Fasern im Wachsthum allmählich zurückbleiben. Die Fasern, welche am nächsten der Hauptachse der Linse verlaufen, sind also die kürzesten und an sie schließen sich immer längere und längere Fasern an. Erst wenn man sich dem Rand des Linsenepithels nähert, nimmt die Länge wieder allmählich ab, bis sie in die Zellen des Linsenepithels selbst übergehen. Wie schon an dem Schnitte der Fig. 12 zu sehen ist, ist auch die Krümmung der Fasern nicht überall die gleiche. Ganz oder fast ganz geradegestreckt sind eigentlich nur die ganz central gelegenen Fasern; darauf folgen solche, deren Konkavität gegen die Hauptachse gewendet ist, dann kommen wieder mehr gerade gestreckte und den Schluss machen Fasern, deren Konkavität nach außen, gegen den Rand des Linsenepithels, gewendet ist.

Auch die Form und Lage der Grube an der Hinterfläche ist von Wichtigkeit für das Verständnis des Baues der fertigen Linse. Man bekommt darüber den besten Aufschluss an Sagittalschnitten durch den Kopf, da an solchen die Linse ziemlich genau parallel dem Äquator getroffen wird. Dabei überzeugt man sich, dass die Grube keine kreisförmige Begrenzung hat, sondern dass sie eine ziemlich breite, horizontal gestellte Spalte darstellt (Fig. 5, Taf. XXIX). Die Grube nimmt allmählich an Länge und Tiefe zu. Bei einem Embryo von 25,3 mm Länge hat sie eine Tiefe von 0,15 mm; dabei besitzt sie, wie eine Sagittalschnittserie durch einen Embryo von 24 mm Länge zeigt, eine Länge von 0,08 und eine Breite oder Höhe von 0,03 mm. Bei einem Embryo von 27 mm Länge ist sie gleichfalls ungefähr 0,15 mm tief; ihre Länge beträgt bei einem Embryo von 28 mm Länge 0,28 und ihre Breite 0,03 mm. Die Grube wächst also rasch in die Länge. Wenn sich später die Grube schließt, indem sich dorsale und ventrale Wand an einander legen, entsteht an der hinteren Fläche der Linse die bekannte horizontale Naht. Da nun aber die Linsenfasern gleichen Alters ungefähr die gleiche Länge haben, so muss auch vorn, unter dem Linsenepithel eine Naht entstehen, die aber begreiflicherweise nicht horizontal, sondern senkrecht darauf, also vertikal verlaufen muss. Wann diese vordere Linsennaht entsteht, vermag ich nicht genau anzugeben; bei einem Embryo von 30 mm Länge scheint sie schon vorhanden zu sein. Jedenfalls ist die vordere Naht eine nothwendige Folge der hinteren und diese wieder geht, wie aus einander gesetzt wurde, aus der Verwachsung der Wände einer spaltförmigen Grube der hinteren Linsenfläche hervor.

Diese Grube ist an allen meinen Präparaten von einem feinkörnigen Gerinnsel erfüllt. An den Wänden der Grube sind die basalen Enden der Fasern, wenigstens zum Theil, kolbenförmig angeschwollen.

Leider war der erwähnte Embryo von 34 mm Länge der älteste Pristiurus-Embryo, den ich zu untersuchen Gelegenheit hatte. Dagegen besitze ich zwei Sagittalschnittserien durch den Kopf von Embryonen von Scyllium canicula von 41, bezw. 53 mm Länge, und wenn auch an diesen die Linse nicht so tadellos erhalten ist, als ich gern gewünscht hätte, so kann ich doch mit Sicherheit angeben, dass schon bei dem jüngeren der beiden die Linsenfasern eine größere Regelmäßigkeit in der Anordnung erkennen lassen, als dies bei den untersuchten Pristiurus-Embryonen der Fall war. Während sie nämlich bisher, abgesehen davon, dass sie von der vorderen zur hinteren Fläche der Linse zogen und dabei im Allgemeinen koncentrisch über einander gelagert waren, keine größere Regelmäßigkeit in der Anordnung zeigten (vgl. Fig. 4, Taf. XXIX), haben bei den beiden Scyllium-Embryonen die am meisten peripheriewärts gelegenen Fasern begonnen, sich zu radiären Lamellen zusammenzuordnen. Man kann daher auf einem Äquatorialschnitt jetzt einen großen centralen Kern unregelmäßig angeordneter Fasern und eine verhältnismäßig noch dünne peripherische Zone radiärer Lamellen unterscheiden. Zwischen beiden findet sich eine ziemlich breite Übergangszone, in welcher die Fasern allmählich jene regelmäßige Anordnung zu gewinnen streben. Wie wir sehen werden, setzt diese Regelmäßigkeit in der Anordnung der Fasern eine eben so große Regelmäßigkeit in der Anordnung der Zellen am Rande des Linsenepithels voraus. —

Von Torpedo habe ich, wie früher erwähnt wurde, nur wenige Stadien untersucht. Leider fehlen mir gerade die jüngsten Stadien. Von den untersuchten will ich nur drei hervorheben; sie betreffen alle Torpedo marmorata. Bei dem jüngsten dieser Embryonen, einem solchen von 12 mm Länge, lagen in der Höhle des Linsenbläschens ziemlich zahlreiche rundliche Zellen, die gar keinen Zusammenhang mit den Wänden des Bläschens zeigten (Fig. 1, Taf. XXIX). Theilungsfiguren waren an diesen Zellen nirgends zu sehen, obwohl solche sonst in der Linse dieses Embryo in großer Menge vorkamen. Dagegen sah es ab und zu aus, als ob die Kerne dieser Zellen im Zerfall begriffen wären. — Falls die Linsenentwicklung bei Torpedo im Übrigen in derselben Weise vor sich geht, wie bei Pristiurus, so dürfte wohl die Annahme nahe liegen, dass diese centralen

Zellen von einer Zellmasse abstammen, die ursprünglich ähnlich, wie bei Pristiurus mit der vorderen Wand des Bläschens in Verbindung stand.

Die Wände des Linsenbläschens sind bei Torpedo auffallend dick, die mediale schon bei dem Embryo von 12 mm Länge etwas dicker als die laterale. Überall liegen aber die Theilungsfiguren nahe dem Lumen, wesshalb ich das Epithel für ein einschichtiges halte. — Auch noch in anderer Hinsicht besteht ein Unterschied gegenüber Pristiurus. Während hier zwischen Linse und Ektoderm einerseits, zwischen Linse und Retina andererseits in den korrespondirenden Stadien keine Zellen zu finden waren, kommen solche bei Torpedo an den genannten Orten in ziemlich großer Zahl vor. Auf dem abgebildeten Schnitte ist ihre Zahl allerdings nur gering, aber in der ganzen Serie ist sie doch ganz erheblich.

Bei dem nächst älteren Embryo, der eine Länge von 15 mm hatte, waren nur mehr wenige Zellen in der Höhle des Bläschens enthalten (Fig. 2, Taf. XXIX). Die Kerne dieser Zellen zeigten ein sehr verschiedenes Aussehen. Häufig sah es wieder aus, als ob sie im Zerfall begriffen wären, in anderen Fällen waren sie ungemein klein und färbten sich mit Kochenillealaun fast ganz gleichmäßig und zugleich ungemein intensiv, viel intensiver, als sich sonst Kerne färben. Nirgends war eine Tendenz dieser Zellen, sich zwischen die übrigen Zellen des Linsenbläschens einzuordnen, zu bemerken, und ich trage daher kein Bedenken, anzunehmen, dass sie thatsächlich allmählich zerfallen und die Zerfallsprodukte resorbirt werden. — Die mediale Wand hat sich zu einem Polster erhoben, ihre Zellen sind also stark in die Länge gewachsen. Die laterale Wand ist dünner als früher. Ich halte beide Wände für einschichtig, und zwar wieder auf Grund des Verhaltens der Theilungsfiguren. Solche sind n der Linsenfaserwand jetzt in sehr großer Zahl zu finden. — Der enge, spaltförmige Raum zwischen Linse und Retina ist größer geworden und die Zahl der hier liegenden Zellen hat sich vermehrt. Auch nach außen von der Linse, zwischen ihr und dem Ektoderm, sind einige Mesodermzellen zu finden.

Der dritte Embryo hatte eine Länge von 18 mm. Die Linse war mehr kugelig geworden, die äußere Wand noch dünner, als früher, die innere dicker. Die Zellen der inneren Wand waren durchwegs zu langen Fasern ausgewachsen und ließen deutlich einen Unterschied in der Differenzirung der freien und basalen Enden erkennen. Das Lumen des Linsenbläschens war ganz frei von Zellen

oder Zerfallsprodukten von solchen. Die Mesodermzellen innen und außen von der Linse hatten an Menge erheblich zugenommen.

Damit will ich meine Beschreibung der Entwicklung der Selachierlinse schließen.

Was die Litteratur betrifft, so bemerkt BALFOUR[1], dass die erste Entwicklung des Auges der Selachier kein besonderes Interesse biete. »The lens arises in the usual vertebrate fashion. The epiblast in front of the optic vesicle becomes very much thickened, and then involuted as a shallow pit, which eventually deepens and narrows. The walls of the pit are soon constricted off as a nearly spherical mass of cells enclosing a very small central cavity, in some cases indeed so small as to be barely recognisable.« Daraus geht hervor, dass BALFOUR alle Eigenthümlichkeiten, durch welche sich die Linsenentwicklung der Selachier von der aller anderen Wirbelthiere unterscheidet, übersehen hat.

Ich selbst habe in meiner »Theorie des Mesoderms« [2] eine Reihe von Stadien beschrieben und dabei auf einige jener Eigenthümlichkeiten aufmerksam gemacht. Da das Interesse, welches diese Eigenthümlichkeiten bieten, weit über das specielle Gebiet, auf das sie sich beziehen, hinausgeht, will ich sie hier nochmals in Kürze zusammenfassen.

Zunächst bildet sich, wie wir gesehen haben, eine mehrschichtige, dicke Platte, an deren Außenfläche bald darauf eine kleine, trichterförmige Vertiefung entsteht. Indem die Platte weiter wuchert, liefert sie eine kugelige, solide Zellmasse, in welcher später eine excentrisch gelegene Höhle entsteht. Diese Höhle, die erste Anlage der Höhle des Linsenbläschens, hat mit der von außen eindringenden Grube gar nichts zu thun, sie entsteht ganz selbständig und bildet sich auch ganz selbständig weiter, während jene Grube verschwindet. Die Art und Weise, in der die Aushöhlung der soliden Zellmasse vor sich geht, hat zur Folge, dass sich zunächst die mediale Wand des Linsenbläschens differenzirt, also jene Wand, welche die specifischen Elemente der Linse, die Linsenfasern, liefert. Im Gegensatze hierzu geht bei allen anderen Wirbelthieren, so weit deren Linsenentwicklung genauer bekannt ist, die Höhle der Einstülpung direkt in die Höhle des Linsenbläschens über. Die letztere Art der Linsenentwicklung dürfen wir wohl als die einfachere, ursprünglichere, jene

[1] F. M. BALFOUR, A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878. p. 184 ff.

[2] C. RABL, Theorie des Mesoderms. Leipzig 1897. p. 105, 135, 138, 139, 144, 145, 149.

der Selachier also als eine abgeleitete, modificirte, betrachten. Wir haben also hier wieder eines jener Beispiele vor uns, dass ein Organ, welches ursprünglich aus einer hohlen Einstülpung hervorgegangen ist, sich sekundär aus einer soliden Wucherung entwickelt.

Dieses Beispiel bietet aber noch ein weiteres Interesse. Es wird gewiss Niemandem in den Sinn kommen, die kleine Grube, die sich in die Linsenanlage der Selachier einsenkt, für eine Bildung sui generis zu halten; vielmehr wird Jeder in ihr ein Homologon jener Grube erblicken, die sich sonst bei der Entwicklung der Linse bildet. Nun entsteht aber die Höhle des Linsenbläschens selbständig, ohne allen Zusammenhang mit dieser Grube, und dies muss wohl den Gedanken nahe legen, dass die beiderlei Gruben doch nicht ganz und gar, in allen ihren Beziehungen, gleichwerthige Bildungen sind. Wir gelangen so zu dem Schlusse, dass die Linsengrube der Selachier nicht der ganzen Linsengrube der übrigen Wirbelthiere, sondern nur der Eingangsöffnung derselben entspricht. Sowie diese Eingangsöffnung verschwindet, indem sie sich schließt, so verschwindet die Linsengrube der Selachier, indem sie sich allmählich verflacht. Es liegen also hier ganz ähnliche Verhältnisse vor, wie bei der Gastrulation der höheren Wirbelthiere. Die Primitivrinne setzen wir dem Urmund, der Eingangsöffnung des Urdarmes, gleich, unbekümmert darum, ob sie thatsächlich noch in die Darmhöhle führt oder nicht. Es kann vielmehr gerade so, wie bei der Entwicklung der Höhle des Linsenbläschens, die Darmhöhle ganz selbständig und ohne jeden, Zusammenhang mit der Primitivrinne entstehen, und doch kann diese den letzten Rest oder das Rudiment einer Einstülpungsöffnung des Darmes, eines Urmundes, vorstellen.

B. Bau. Die Linse der Selachier, wie die der Fische überhaupt wird gewöhnlich als kugelig oder nahezu kugelig beschrieben. Indessen ist die Abplattung an beiden Polen keine ganz unbeträchtliche, wie aus folgenden Zahlen hervorgeht. Bei einem jungen Mustelus laevis betrug der Durchmesser von Pol zu Pol oder die Linsenachse 5,4, der Äquatorialdurchmesser 6,8 mm; bei einem älteren Mustelus betrugen die beiden Maße 9,1, beziehungsweise 10,3 mm. Bei einem Pristiurus melanostomus betrug die Achse 7,6, der Äquatorialdurchmesser 8,6 mm; bei einer Chimaera monstrosa 12,2 bezw. 13,5 mm; endlich bei einer Raja asterias 4,0 und 4,7 mm. Ähnliches gilt von den Knochenfischen; so habe ich beispielsweise bei einer Trigla hirundo eine Achse von 5,0 und einen Äquatorialdurchmesser

von 6,6 mm und bei einem Lophius piscatorius eine Achse von 8,3 und einen Äquatorialdurchmesser von 10,0 mm gefunden. Immer ist also die Achse erheblich kürzer als der Äquatorialdurchmesser. Nur bei einer Belone acus habe ich einmal beide Durchmesser von ungefähr gleicher Länge gefunden. Aus den angeführten Zahlen darf indessen nicht mehr geschlossen werden, als unmittelbar aus ihnen hervorgeht. Zur Berechnung eines Index, einer Verhältniszahl zwischen beiden Durchmessern, wage ich die angeführten Zahlen desshalb nicht zu verwerthen, weil ich die betreffenden Linsen nicht selbst konservirt habe. Wenn auch die Art der Konservirung im Wesentlichen bei allen die gleiche war, in so fern alle entweder in Sublimat-Pikrinsäure oder Sublimat-Platinchlorid gelegt wurden, so erfordert doch die Behandlung eine ganz besondere Sorgfalt und Aufmerksamkeit, wenn die Linsen zur Berechnung von Indices geeignet sein sollen.

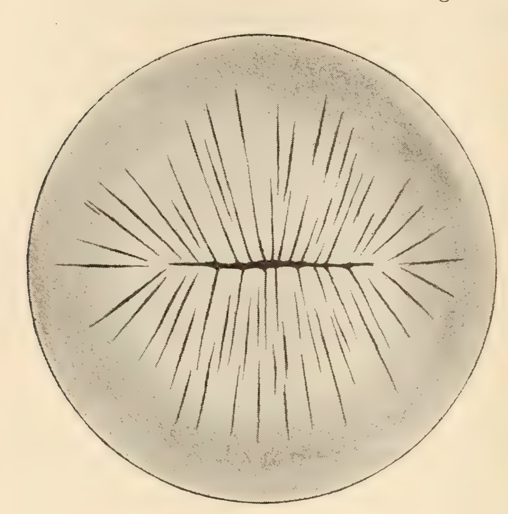
Bei Chimaera und sämmtlichen untersuchten Squaliden waren alle Durchmesser, welche man durch die Äquatorialebene legen konnte von gleicher Länge, mit anderen Worten, ein Durchschnitt durch die Ebene des Äquators hatte eine kreisförmige Begrenzung. Anders verhielten sich die untersuchten Rajiden, Raja asterias und Torpedo marmorata; hier war der Horizontaldurchmesser um ein Geringes länger als der Vertikaldurchmesser, und ein Durchschnitt parallel dem Äquator war also kein Kreis, sondern eine Ellipse. Die Linse der Rajiden hat demnach die Form eines abgeplatteten Ellipsoids[1]. Natürlich muss das eine Verzerrung der auf der Retina entworfenen Bilder zur Folge haben. Da ich jedoch nur konservirte Linsen untersucht habe, muss ich die Möglichkeit offen lassen, dass die erwähnte Eigenthümlichkeit der Rajidenlinse durch ungleichmäßige Schrumpfung zu Stande gekommen war. Auf alle Fälle bleibt es merkwürdig, dass nur bei den Rajiden und nicht auch bei den Squaliden die Linse in Folge der Härtung jene eigenthümliche Form annehmen sollte.

Die Linse zeigt an beiden Flächen eine lineare Naht (Textfig. 1). Die Naht der Hinterfläche, die meist leichter erkennbar ist, steht horizontal, die der Vorderfläche vertikal; die beiden Nähte stehen also senkrecht auf einander. Sie sind keineswegs immer geradlinig; häufig sind sie mehr oder weniger verbogen und manchmal lassen diese Biegungen eine deutliche Symmetrie erkennen (Textfig. 2 *a*). Nur selten fehlen die Nähte vollständig; so fand ich unter sehr zahl-

---

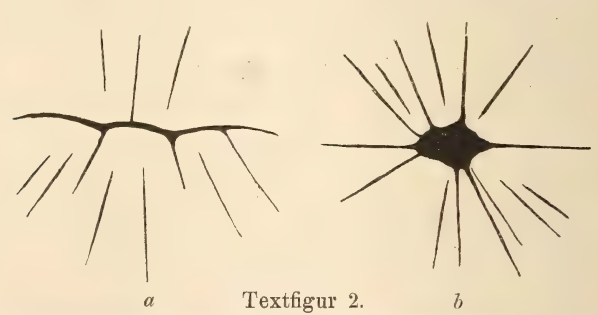
[1] Ähnliches fand ich bei Acipenser ruthenus.

reichen Linsen von Mustelus eine ohne Naht (vgl. Textfig. 2 *b*); an ihrer Stelle war an der hinteren und ähnlich auch an der vorderen Fläche eine unregelmäßige, nach mehreren Richtungen ausgezogene Grube zu sehen. Es war dies die größte aller Mustelus-Linsen, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte; bei allen anderen waren die Nähte sehr deutlich. Auch bei einem Pristiurus fehlten einmal die Nähte, und auch hier waren die betreffenden Linsen die größten, die mir zu Gesicht kamen; bei den kleineren waren die Nähte stets gut ausgebildet. Abgesehen von diesen paar Fällen kann man sagen, dass die Länge der Nähte mit der Größe der Linsen im Allgemeinen zunimmt.



Textfigur 1.
Linse von Mustelus laevis, von hinten gesehen.

Bei einem Mustelus, dessen Linsen einen Äquatorialdurchmesser von 6,8 mm hatten, waren die Nähte ungefähr 3,2 mm lang; an einer



a Textfigur 2. *b*
a, Hintere Linsennaht von Pristiurus. *b*, Figur an der hinteren Fläche einer Mustelus-Linse.

Pristiurus-Linse mit einem Äquatorialdurchmesser von 8,6 mm fand ich sie ungefähr eben so lang; bei Chimaera fand ich eine Naht von 6 mm Länge bei einem Äquatorialdurchmesser von 13,5 mm. Ganz ähnlich verhielten sich die Knochenfische; bei einer Trigla-Linse von 6,6 mm Äquatorialdurchmesser war die hintere Naht ungefähr 3,0 mm lang, und bei einem Lophius von 10 mm Äquatorialdurchmesser

5,0 mm. Kleine Abweichungen von der Regel kommen ja immerhin vor, indessen sind dieselben ohne jede Bedeutung.

Jeder, der schon Linsen konservirt hat, weiß, wie leicht dieselben springen; er weiß wohl auch, dass sie an die Hinterfläche sehr viel leichter und häufiger springen als vorn. Dies hat einerseits darin den Grund, dass die Linsenfasern an der hinteren Naht weniger fest an einander schließen, als an der vorderen, andererseits aber auch darin, dass die Linsenkapsel hinten viel dünner ist als vorn und daher dort viel leichter einreißt.

Von den Linsennähten sieht man an konservirten Linsen sehr regelmäßig angeordnete Strahlen auslaufen (vgl. Textfig. 1 und 2). Es sind dies, wie wir noch sehen werden, Spalten, welche mehr oder weniger tief zwischen die Radiärlamellen der Linse einschneiden. —

Die Linse der Selachier besteht, wie die der Wirbelthiere überhaupt, aus dem Epithel, den Linsenfasern und der Kapsel.

Das Epithel überzieht nicht bloß die ganze Vorderfläche, sondern reicht noch ziemlich weit über den Äquator auf die Hinterfläche hinüber. Hier breitet es sich nicht überall gleich weit bis zur Mitte aus, sondern lässt eine elliptische Stelle frei. Die lange Achse der Ellipse steht horizontal, entspricht also ihrer Lage nach der hinteren Naht. Bei einem jungen Mustelus, dessen Linsen einen Äquatorialdurchmesser von 6,8 mm hatten, war diese epithelfreie Strecke der Hinterfläche ca. 6 mm lang und 5 mm breit. An mit Kochenillealaun gefärbten Linsen kann man die Epithelgrenze ganz leicht mit freiem Auge sehen. Legt man eine solche Linse aus Alkohol auf kurze Zeit in Wasser, so gelingt es leicht, das Epithel in großen, zusammenhängenden Fetzen abzuziehen. An solchen Epithelfetzen, sowie auch an Meridionalschnitten durch die Linse kann man sich von folgenden Thatsachen überzeugen. Das Epithel ist in der Mitte der Vorderfläche am dünnsten und nimmt ganz allmählich gegen den Äquator und vielleicht noch darüber hinaus an Dicke zu (Taf. XXIX, Fig. 6). Es geht dabei aus einem einschichtigen Plattenepithel allmählich in ein Cylinderepithel über. Am Äquator sind die Zellen mindestens dreimal so hoch, als in der Nähe des vorderen Poles. Dagegen nimmt die Größe der Zellareale von der Mitte der Vorderfläche bis zum Äquator und darüber hinaus allmählich ab; so kommt es, dass die Kerne in der Mitte der Vorderfläche durch große Abstände von einander getrennt sind (Taf. XXIX, Fig. 7), während sie am Äquator und an der hinteren Fläche so dicht neben einander stehen, dass nur äußerst enge Zwischenräume zwischen ihnen bestehen bleiben

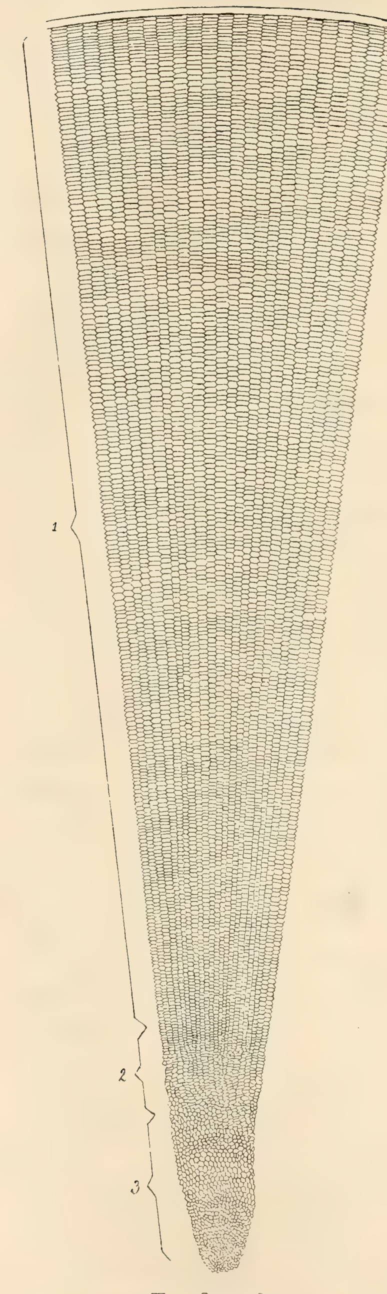
(Taf. XXIX, Fig. 8, linke Hälfte). In der Mitte der Vorderfläche nehmen die Kerne fast die ganze Dicke des Epithels ein; am Äquator dagegen und hinter demselben stehen sie ungefähr in halber Höhe der Zellen und ihr Durchmesser beträgt kaum ein Drittel von dem senkrechten Durchmesser des Epithels. Zuweilen liegen hier die Kerne näher der freien, als der basalen Seite der Zellen. Ich brauche dazu kaum zu bemerken, dass nach der Art der Entwicklung der Linse die der Linsenkapsel zugewendete Seite der Zellen als basale, die entgegengesetzte als freie aufzufassen ist. — Die Zellen des Linsenepithels lassen an der ganzen Vorderfläche, sowie auch an einem Theil der Hinterfläche keinerlei Regelmäßigkeit in der Anordnung erkennen. Ungefähr zwölf bis fünfzehn Zellen von der Epithelgrenze entfernt beginnen sie sich aber zu außerordentlich regelmäßigen Reihen zu ordnen, die genau meridional gestellt sind und an deren hinteren Enden die Umbildung der Zellen zu Fasern erfolgt (Taf. XXIX, Fig. 8). Meridionalschnitte durch diesen Theil des Linsenepithels zeigen, dass die Zellen sammt den Kernen hier schief stehen, so dass sie sich zum Theil dachziegelförmig decken (Taf. XXVIII, Fig. 13). Demnach besteht also an der hinteren Linsenfläche eine zwölf bis fünfzehn Zellen breite Zone meridional gestellter Zellreihen, die an dem einen Ende, nach vorn zu, ganz allmählich und ohne scharfe Grenze in das ungeordnete Epithel übergehen, während an dem anderen Ende die Zellen sich zu den Linsenfasern umbilden (Taf. XXIX, Fig. 8). Es ist klar, dass die regelmäßige Anordnung der Epithelzellen dieser Übergangszone auch in der Anordnung der Linsenfasern zum Ausdruck kommen muss.

Von der Umbildung der Epithelzellen zu Linsenfasern erhält man an Meridionalschnitten den besten Aufschluss. Solche sind auf Taf. XXVIII, Fig. 13 bei starker und auf Taf. XXIX, Fig. 6 bei schwacher Vergrößerung gezeichnet. Man überzeugt sich an ihnen zunächst, dass eine ganz scharfe Grenze zwischen Epithelzellen und Linsenfasern nicht existirt; immerhin wird man aber nicht weit fehlgehen, wenn man die Grenze etwa an die mit *eg* (Taf. XXVIII, Fig. 13) bezeichnete Stelle legt. Mit *r* ist auf derselben Figur die Gegend bezeichnet, in welcher das ungeordnete Epithel in die Zone meridional gestellter Zellreihen übergeht. Die Zellen wachsen bei der Umbildung in Fasern an beiden Enden in die Länge; dabei scheint zunächst das freie, nach innen gerichtete Ende dem basalen etwas vorauszueilen. Die Zellkerne werden, indem sie sich der

Form der auswachsenden Fasern anpassen, länger und dünner und stellen sich mehr und mehr parallel der Oberfläche.

Die Kernzone zeigt einen eigenthümlichen Verlauf. Sie wendet sich von der Epithelgrenze zunächst eine Strecke weit nach hinten, biegt dann in scharfem Winkel nach vorn um, zieht darauf in geringer Entfernung von der Oberfläche und zugleich parallel mit ihr bis in die Gegend des Äquators und wendet sich hier zum Schlusse nach innen, um sich allmählich aufzulösen und zu verschwinden (vgl. Taf. XXVIII, Fig, 13 und Taf. XXIX, Fig. 6). An der hinteren Umbiegungsstelle sind die Kerne außerordentlich dicht gehäuft; viel weniger dicht am Äquator, wo sie allmählich jene Veränderungen erfahren, welche zu ihrem Schwunde führen. Diese werde ich in dem von der Linse der Amphibien handelnden Abschnitte genauer beschreiben.

Meridionalschnitte durch die Linse erwecken leicht die Vorstellung, dass die Linsenfasern zu Schichten geordnet sind, welche »wie die Schalen einer Zwiebel« koncentrisch über einander liegen. Indess sind die koncentrischen Linien, die man an solchen Schnitten sieht und von denen einige an den auf Taf. XXVIII und XXIX gezeichneten Figuren dargestellt sind, nicht die Grenzlinien ganzer Schichten von Linsenfasern, sondern lediglich die Kontouren einzelner Linsenfasern. Dieselbe Vorstellung einer koncentrischen Schichtung wird auch durch die bekannte Thatsache hervorgerufen, dass man von gehärteten oder getrockneten Linsen mehr oder weniger umfängliche Platten abbröckeln kann, die koncentrisch über einander liegen. Jedoch hat dies lediglich darin den Grund, dass die Linsenfasern gleichen oder ungefähr gleichen Alters auch gleiche oder ungefähr gleiche Konsistenz, gleiche chemische und physikalische Beschaffenheit, besitzen. Wer an dieser, in alle Lehr- und Handbücher der Anatomie und Histologie übergegangenen, durchaus irrigen Annahme einer koncentrischen Schichtung der Linse festhält, wird sich an den Bildern, welche Äquatorialschnitte zeigen, nicht zurechtfinden. Diese zeigen Alles eher, als eine koncentrische Schichtung; und doch müssten sie, wenn eine solche vorhanden wäre, dieselbe eben so deutlich zeigen, wie es Meridionalschnitte thun oder vielmehr zu thun scheinen. Statt zu koncentrischen Schichten sieht man aber an solchen Äquatorialschnitten die Linsenfasern zu radiären Lamellen vereinigt; statt des Bildes einer Zwiebel erhält man das einer Apfelsine. Dabei ist die Regelmäßigkeit des Bildes eine geradezu erstaunliche. — Diese Anordnung der Fasern



Textfigur 3.

Schema einer Selachierlinse (Segment eines Äquatorialschnittes). *1*, Hauptfasern, *2*, Übergangsfasern, *3*, Centralfasern.

zu radiären Lamellen erklärt sich ganz leicht und ungezwungen aus der Anordnung der Zellen des Linsenepithels an der Epithelgrenze. Hier finden sich die erwähnten meridionalen Reihen und am Hinterende dieser Reihen geht die Bildung der Linsenfasern vor sich. Sowie die letzte Zelle einer Reihe zu einer Linsenfaser umgebildet ist, rückt die nächste vor, darauf folgt die zweitnächste und so geht es fort, so lange die Linse wächst und sich neue Fasern bilden. Jede neugebildete Faser legt sich genau über die vorhergehende hinweg und die Gesammtheit aller aus einer meridionalen Reihe entstandenen Fasern setzt eine Radiärlamelle zusammen. Die Zahl dieser Lamellen muss also mit der Zahl der meridionalen Reihen an der Epithelgrenze übereinstimmen. — Aber nicht in ihrer ganzen Dicke kann die Linse aus solchen zu Radiärlamellen vereinigten Fasern bestehen. Wir haben früher gesehen, dass die Linsenfasern jüngerer Embryonen keine derartige Anordnung besitzen und dies stimmt auch mit der Thatsache überein, dass die Zellen des Linsenepithels am Äquator oder hinter demselben zu dieser Zeit noch nicht zu meridionalen Reihen geordnet sind. Der auf Taf. XXIX, Fig. 4 abgebildete Äquatorialschnitt einer Linse eines 24 mm langen Pristiurus-Embryo lässt noch nichts

von der späteren gesetzmäßigen Aufreihung der Fasern erkennen. Es liegt auch gar kein Grund zu der Annahme vor, dass diese Fasern, die später das Centrum der Linse bilden, sich im Laufe der Entwicklung umordnen und dann gleichfalls Radiärlamellen formiren; eine solche Annahme wäre geradezu widersinnig. Wir müssen uns also vorstellen, dass die centralen Linsenfasern auch später noch unregelmäßig angeordnet bleiben. Wenn es mir auch nicht gelungen ist, vollständige, in der Mitte nicht gebröckelte Schnitte durch die Linsen erwachsener Selachier zu bekommen, so darf doch um so mehr aus dem Verhalten der embryonalen Linse auf das der fertigen geschlossen werden, als es mir bei anderen Thierformen, bei Amphibien, Reptilien und Vögeln, in der That geglückt ist, solche vollständige Schnitte anzufertigen und ich mich an diesen überzeugen konnte, dass die centralen Fasern nicht jene regelmäßige Anordnung besitzen, wie die, welche die Hauptmasse der Linse ausmachen.

Die Bildung von Radiärlamellen beginnt erst gegen Ende des embryonalen Lebens; bei Scyllium-Embryonen von 41 mm Länge hat sie eben begonnen. Sie muss natürlich durch die Bildung meridionaler Reihen am Rande des Linsenepithels eingeleitet werden. Der Übergang zwischen diesen zu Radiärlamellen aufgereihten und den centralen, ungeordneten Fasern ist ein langsamer, allmählicher und wir können daher an einem Äquatorialschnitt einer Selachierlinse (Textfig. 3) drei Abschnitte unterscheiden. Weitaus die Hauptmasse der Linse wird von den zu Radiärlamellen geordneten Fasern aufgebaut; diese bilden die eigentliche Grundlage der Linse (*1*); das Centrum bilden ungeordnete Fasern (*3*) und den Übergang zwischen beiden stellen Fasern her, welche sich allmählich zu Lamellen ordnen (*2*). Wir können also Hauptfasern, Centralfasern und Übergangsfasern unterscheiden.

Das nebenstehende Schema ist übrigens, abgesehen davon, dass es von allen Details absieht, noch in so fern nicht ganz genau, als die Zahl der Fasern, welche in einen solchen Sektor eines Äquatorialschnittes fallen, viel zu klein angegeben ist; auch die faserärmsten Selachierlinsen sind außerordentlich viel reicher an Fasern, als das Schema zeigt.

Die Radiärlamellen weichen ganz gewöhnlich bei der Härtung von Stelle zu Stelle aus einander und es entstehen dadurch zwischen ihnen mehr oder weniger breite und tiefe Spalten, welche, wenn sie bis an die Oberfläche reichen, im auffallenden Lichte als dunkle Streifen erscheinen, die von den Linsennähten radiär gegen den Äquator ziehen. Dagegen bilden sich nur sehr selten quere Spalten,

die senkrecht durch die Lamellen und demnach parallel zur Oberfläche verlaufen. Diese queren Spalten haben stets unregelmäßige Wände und unregelmäßigen Verlauf. Dieses Verhalten wäre ganz unverständlich, wenn die Linse, wie dies immer behauptet wird, aus koncentrischen Schichten und nicht, wie ich finde, aus radiären Lamellen aufgebaut wäre.

Die Radiärlamellen nehmen von innen nach außen an Dicke zu und damit hängt es zusammen, dass die Fasern in derselben Richtung breiter werden. Es ist dies schon aus dem Schema zu ersehen, dann aber auch aus den Figg. 10 *a* und 10 *b*, Taf. XXIX, welche beide einem und demselben Schnitte entnommen sind und von denen die erstere die Linsenfasern an der Oberfläche, die letztere dieselben aus größerer Tiefe zeigt.

Bekanntlich sind die Linsenfasern lange, abgeplattete, sechsseitige Prismen, deren breite Seiten nach außen und innen gewendet sind und deren spitze, nach den Seiten gerichtete Winkel derart in einander greifen, dass dadurch regelmäßige Zickzacklinien zu Stande kommen. Diese Linien stellen die Grenzen der einzelnen Radiärlamellen dar (vgl. die Fig. 10—16, Taf. XXIX). Indessen sind die Querschnittsbilder der Fasern ungemein verschieden. Manchmal sehen sie mehr Rechtecken, als Sechsecken ähnlich (Fig. 10 *b* und 12), ein ander Mal sind die breiten Seiten der Sechsecke nach außen (Fig. 15) oder nach innen (Fig. 16) konkav, wieder ein ander Mal trifft man Fasern von verschiedenem Querschnitt in einer und derselben Linse; kurz, man gewinnt den Eindruck, dass die Linsenfasern ungemein plastische Gebilde sind, die auf den leisesten Druck ihre Form zu verändern vermögen.

Dicht unter der Oberfläche der Linse sind die Fasern nicht nur breiter als in größerer Tiefe, sondern zugleich dünner (Fig. 9 und 10); die Dicke nimmt ganz allmählich zu, um dann in größerer Tiefe wieder abzunehmen.

Ganz allgemein kommt es vor, dass sich Radiärlamellen in ihrem Zuge von innen nach außen theilen, und ich habe in der That keine Linse gesehen, in welcher dies nicht der Fall gewesen wäre. Derartige Theilungen sind auf Taf. XXIX, Fig. 9 von Scyllium catulus und Fig. 15 und 16 von Raja asterias dargestellt. An der Theilungsstelle erleiden die Querschnittsbilder der Fasern mancherlei Abweichungen von der typischen Form, und zuweilen trifft man hier Fasern von außerordentlicher Breite.

Wenn nun aber auch solche Theilungen ganz konstant in jeder

Linse vorkommen und daher zu den regelmäßigen Erscheinungen gehören, so sind es doch immer nur verhältnismäßig wenige Radiärlamellen, welche davon betroffen werden. Weitaus die Mehrzahl verläuft ungetheilt von der Übergangszone bis zur Oberfläche. Immerhin muss man aber mit diesen Theilungen rechnen; denn es ist klar, dass dadurch die Zahl der Radiärlamellen von innen nach außen zunehmen muss, oder, was im Grunde auf dasselbe hinauskommt, dass die Linsen jüngerer Thiere weniger Radiärlamellen besitzen müssen als die älterer und vollkommen erwachsener. Die Zahl der Radiärlamellen nimmt also mit dem Alter zu. Außerordentlich viel seltener als solche Theilungen von Lamellen kommen Verbindungen derselben vor, in der Weise, dass zwei Lamellen nach außen zu sich zu einer einzigen vereinigen. Wie bei der Theilung einer Lamelle erleidet auch bei einer solchen Vereinigung das Querschnittsbild der Fasern eine mehr oder weniger erhebliche Abweichung von der gewöhnlichen Form. Durch derartige Verbindungen der Lamellen muss natürlich die Zahl derselben nach außen abnehmen. Indessen sind diese Fälle ungemein selten, und an Häufigkeit mit den Theilungen der Lamellen gar nicht zu vergleichen; sie ändern daher nichts an dem allgemeinen Satze, dass die Zahl der Lamellen von innen nach außen zunimmt.

Wie diese Theilungen und Verbindungen der Radiärlamellen zu erklären sind, werde ich in dem von der Linse der Amphibien handelnden Kapitel des Genaueren aus einander setzen; hier will ich nur erwähnen, dass die Ursache derselben in dem Verhalten der meridionalen Reihen am Rande des Linsenepithels zu suchen ist.

Häufiger, als die Vereinigung zweier Lamellen zu einer einzigen kommt es vor, dass sich zwei Lamellen mit einander verbinden, um sich sofort oder nach kurzer Zeit wieder zu trennen. Im ersteren Fall stellt gewöhnlich eine einzige Faser die Verbindung der beiden Lamellen her. — Eine andere Unregelmäßigkeit in der Anordnung der Fasern zeigt uns die Fig. 16, Taf. XXIX, wo zwei, im Übrigen ganz selbständige Lamellen an einer Stelle mit einander in Verbindung treten. — Manchmal sieht man plötzlich mitten zwischen normalen Fasern eine ganz kolossale eingestreut, welche indess in der Regel die Ordnung nur auf kurze Zeit stört. — Schwer zu beurtheilen sind Fälle, wie der in Fig. 13 von Chimaera abgebildete; es ist hier nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob die zwei großen ovalen Querschnitte Faserquerschnitte oder aber mit feinkörnigem Gerinnsel erfüllte Lücken sind. Die Granulirung spricht nicht gegen

die erstere Annahme; denn eine solche ist ungemein häufig an ganz normalen Fasern zu sehen.

Die Zahl der Radiärlamellen hängt, wie gesagt, zunächst von dem Alter des Thieres ab; daher treffen wir bei jungen Thieren einer bestimmten Art weniger Lamellen als bei alten. Ferner hängt aber auch die Zahl der Radiärlamellen von der Art selbst ab, und es können z. B. zwei Linsen von gleicher Größe, aber von verschiedenen Arten eine sehr verschieden große Zahl von Radiärlamellen besitzen.

Ich habe an einer Anzahl von Linsen die Radiärlamellen gezählt und bei den Selachiern die größten Zahlen gefunden, die mir überhaupt begegnet sind. Eigenthümlicherweise war es gerade diejenige Form, welche im System an die tiefste Stelle gestellt wird, die die größte Zahl von Lamellen aufwies; an einer Chimaera monstrosa fand ich nämlich ca. 3880 Radiärlamellen. Allerdings war die betreffende Linse ganz besonders groß; ihr Durchmesser betrug im Äquator 13,3 mm. Erheblich geringer war die Zahl bei einer Linse von Pristiurus melanostomus von 8,8 mm Äquatorialdurchmesser; sie betrug ungefähr 2900. Bei einem jüngeren Pristiurus mit einer Linse von nur 8,0 mm Durchmesser betrug die Zahl der Lamellen 2009. An einer Linse von Mustelus laevis von 6,3 mm Durchmesser zählte ich 2130 Lamellen; an einer anderen, ungefähr gleich großen Linse derselben Art 2200; an einer solchen von 9,8 mm Durchmesser, also von einem viel älteren Thiere, 2820. An einer Linse von Acanthias vulgaris von 6,3 mm Durchmesser fand ich 1747; an einer solchen eines älteren Embryo, deren Durchmesser 4,4 mm betrug, dagegen nur 1632. An der Linse eines Spinax niger von 6,1 mm Durchmesser waren 1172 Radien vorhanden, und an der Linse eines sehr jungen, ca. 14 cm langen Scyllium catulus 1040. Endlich habe ich noch an der Linse einer Raja asterias von 4,5 mm größtem Durchmesser 1211 Radiärlamellen gezählt. Die Linsen von Torpedo marmorata, die ich schnitt, habe ich leider nicht senkrecht zur Achse getroffen und kann daher die Zahl der schief durchschnittenen Lamellen nicht sicher angeben; aber ich möchte doch bemerken, dass sie mir geringer zu sein scheint als bei Raja.

Aus den angeführten Zahlen lässt sich ein Schluss in phylogenetischem Sinne, etwa dahin gehend, dass bei tiefer stehenden Formen die Zahl der Radiärlamellen eine größere, bei höher stehenden eine kleinere wäre, nicht ziehen. Die Erfahrungen bei anderen Wirbelthieren sprechen, wie wir noch sehen werden, entschieden dagegen.

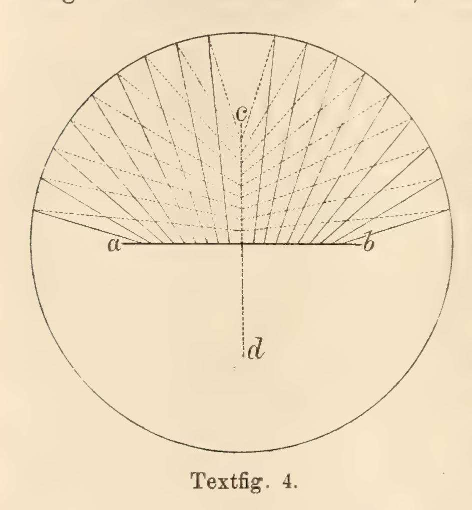
Ich habe auf Taf. XXIX, Fig. 10 *b* bis Fig. 16 kleine Stellen aus

Äquatorialschnitten durch Linsen verschiedener Selachier gezeichnet und man kann an denselben die Breite und Dicke der Fasern und die Dicke der Radiärlamellen mit einander vergleichen. Die betreffenden Stellen waren ungefähr gleich weit (ca. 0,5 mm) von der Oberfläche entfernt und wurden sämmtlich bei derselben Vergrößerung (Zeiss, Apochrom. Ölimm. 1,40) gezeichnet. Am schmalsten und zugleich am dünnsten sind die Fasern bei Chimaera (Fig. 13); ungefähr eben so schmal, dabei aber dicker sind sie bei Mustelus (Fig. 10 *b*); etwas breiter sind sie bei Acanthias (Fig. 14); noch breiter bei Pristiurus (Fig. 11); sodann folgt Raja (Fig. 15 und 16), und am breitesten und vielleicht zugleich auch am dicksten sind sie bei Spinax (Fig. 12).

Um die Faserbreite richtig zu beurtheilen, muss man sich übrigens erinnern, dass die Dicke der Radiärlamellen und damit zugleich die Breite der Fasern von innen nach außen zunimmt. Wenn man nun an einer Linse von Chimaera von 13,3 mm Durchmesser ungefähr 0,5 mm unter der Oberfläche Fasern von derselben Breite findet, wie bei einer Linse von Mustelus von 6,3 mm Durchmesser, so muss man sagen, dass die Linsenfasern der beiden Arten zwar absolut gleich breit, aber doch bei Mustelus relativ sehr viel breiter sind als bei Chimaera. Wenn man ferner findet, dass bei der erwähnten Mustelus-Linse die Fasern nur etwa halb so breit sind als bei einer fast eben so großen Linse von Spinax (Durchmesser 6,1 mm) (vgl. Fig. 10 *b* und 12), so steht diese Thatsache im vollen Einklang mit dem Zahlenverhältnisse der Radiärlamellen beider Linsen (2200 : 1172). —

Wenn man eine Linse, die längere Zeit in Alkohol gelegen hat, in Wasser legt und dann die Kapsel abzieht, so gelingt es leicht, mit einer Pincette ein Bündel von Fasern zu fassen und abzuziehen. Geht man dabei von der hinteren Linsenfläche aus und fasst man ein Bündel, das in der Mitte der hinteren Linsennaht, also am hinteren Linsenpol beginnt, so kann man es über den Äquator auf die vordere Fläche verfolgen und findet, dass es hier am Ende der Naht aufhört; fasst man umgekehrt ein Bündel, das am Ende der hinteren Linsennaht beginnt, so kann man es über den Äquator bis zur Mitte der vorderen Fläche verfolgen; fasst man endlich ein Bündel, das ungefähr in der Mitte zwischen dem hinteren Linsenpol und dem Ende der Naht beginnt, so kann man es bis zu einer korrespondirenden Stelle der vorderen Naht verfolgen. Die Linsenfasern zeigen also den in dem umstehenden Schema angezeigten Verlauf. In demselben

sind die Naht und die Fasern der hinteren Fläche mit vollen, die der vorderen mit punktirten Linien angegeben. Je weiter der Weg einer Faser an der hinteren Fläche ist, um so kürzer ist er an der vorderen und umgekehrt. — Der hier im Schema angegebene Verlauf der Fasern entspricht genau dem Verlauf der Spalten, wie er an der getreu nach dem Objekt gezeichneten Textfig. 1 (p. 516) zu sehen ist. Die Fasern gleichen Alters haben also ungefähr gleiche Länge. Fehlerhaft aber ist es, von Fasern einer und derselben Schicht zu reden; denn Schichten giebt es in der Linse nicht. Diese sind Kunstprodukte, von denen das histologische Bild nichts weiß. Da sich nun aber die Fasern zu Lamellen vereinigen, so können auch diese nicht genau meridional gestellt sein, sondern müssen vielmehr windschief verbogen sein. Freilich kann davon an einem einzelnen Schnitte durch die Linse nichts zu merken sein; aber man müsste sich davon überzeugen können, wenn man eine lückenlose Serie von Äquatorialschnitten von einer Linse anfertigte, die Schnitte skizzirte und dann die Skizzen zu einem Gesammtbilde vereinigte.



Textfig. 4.

Zum Schlusse will ich noch ein paar Worte über die **Linsenkapsel** sagen. Wie ich schon erwähnt habe, halte ich dieselbe für eine von der Linse zur Ausscheidung gebrachte Basalmembran und nicht für eine mesodermale Bildung. Sie stellt ein strukturloses Häutchen dar, an dem übrigens in seltenen Fällen eine deutliche Schichtung erkennbar ist; so konnte ich an einer sehr großen Mustelus-Linse am Äquator zwei und selbst drei Schichten von gleicher Dicke wahrnehmen. Die einzelnen Schichten waren von hyaliner Beschaffenheit. — Die Dicke der Kapsel betrug an einer Mustelus-Linse von 6,3 mm Äquatorialdurchmesser in der Mitte der vorderen Fläche ungefähr 0,012 mm, am Äquator 0,016 mm, und in der Mitte der hinteren Fläche höchstens 0,004 mm. Sie war also am Äquator am beträchtlichsten; von hier nahm die Dicke nach hinten rascher als nach vorn ab; am raschesten war die Abnahme unmittelbar hinter

dem Rande des Linsenepithels. Am Äquator einer Pristiurus-Linse von 8,8 mm Durchmesser betrug die Dicke der Kapsel nur 0,0072 mm; am Äquator einer Chimaera-Linse von 13,3 mm Durchmesser dagegen betrug sie 0,036 mm.

II. Amphibien.

A. Entwicklung. Ich habe die erste Entwicklung des Auges und speciell der Linse am genauesten am Axolotl, weniger vollständig an Triton taeniatus untersucht. Zur Untersuchung älterer Stadien habe ich hauptsächlich Larven von Salamandra maculosa und atra und von Triton cristatus verwendet.

Bei der Beschreibung halte ich mich zunächst an meine Beobachtungen am Axolotl und werde hier ausnahmsweise auch Einiges über die Entwicklung anderer Theile des Auges sagen.

Der jüngste Axolotl-Embryo, der deutlich und unzweifelhaft eine Linsenanlage erkennen ließ, hatte ungefähr 24 Urwirbel. Er war in Beziehung auf die Ausbildung der anderen Sinnesorgane entschieden weiter entwickelt, als der jüngste Pristiurus-Embryo, der etwas von einer Linsenanlage erkennen ließ; denn nicht bloß war das Epithel der Nasengrube dicker, sondern vor Allem war das Gehörbläschen schon vollkommen vom Ektoderm abgelöst.

Die Linsenanlage bildete eine dicke, aus Cylinderzellen zusammengesetzte Platte, an deren Aufbau sich lediglich die innere oder Sinnesschicht (»Grundschicht«) des Ektoderms betheiligte, während die äußere oder »Deckschicht« als eine einfache Lage sehr flacher Zellen unverändert darüber hinwegzog (Fig. 1, Taf. XXX). Die Zellen der Deckschicht enthielten feinkörniges Pigment, während die Linsenanlage selbst ganz frei von Pigment war. Es ist dies desshalb auffallend, weil sowohl die Riechplatte, als namentlich die Wände des Gehörbläschens Pigment enthielten. Die Linsenplatte zeigte sich gegen die Umgebung nicht scharf abgegrenzt, ihre Zellen wurden nach der Peripherie niedriger und gingen allmählich in ein ziemlich flaches Epithel über. An der Körperoberfläche war die Stelle der Linsenanlage durch eine Abflachung oder eben merkliche Einsenkung ausgezeichnet. — Auch die Augenblase unterschied sich nicht unwesentlich von der von Pristiurus-Embryonen korrespondirenden Stadiums. Während hier die beiden Wände derselben im ersten Stadium der Linsenentwicklung gleich oder nahezu gleich dick sind, sind sie beim Axolotl bereits ganz typisch verschieden. Die mediale Wand ist ungemein dünn und aus sehr flachen Zellen zusammengesetzt, die

laterale außerordentlich dick und schon deutlich von außen her an der Stelle, wo sich die Linsenplatte findet, eingebuchtet. Beide Wände enthalten geringe Mengen von Pigment; in der lateralen, zur Retina sich entwickelnden Wand ist das Pigment hauptsächlich an der der Linsenanlage zugekehrten Seite gelegen und erstreckt sich von hier in mehr oder weniger langen Zügen nach der entgegengesetzten Seite. Dies stimmt übrigens mit der Thatsache überein, dass auch in der Anlage des Centralnervensystems das Pigment hauptsächlich an der Außenseite abgelagert ist.

Der typische Unterschied zwischen den beiden Wänden der Augenblase giebt sich beim Axolotl schon lange vor dem ersten Auftreten der Linse zu erkennen. Ja, sogar schon bei Embryonen mit 13 Urwirbeln erscheint die laterale Wand der primären Augenblase dicker, als die mediale.

Das Mesoderm schiebt sich bei Embryonen mit 24 Urwirbeln zwischen Ektoderm und Augenblase ungefähr bis zum Rand der Linsenplatte vor.

Wesentlich denselben Bau zeigte die erste Anlage der Linse noch bei vier anderen Embryonen gleichen Alters; nur war zuweilen die Einsenkung an der Außenfläche des Körpers etwas tiefer, als in dem beschriebenen Fall.

Bei einem etwas älteren Embryo, dessen Urwirbel ich aber nicht gezählt habe, bot das Auge auf dem Querschnitt das auf Fig. 2, Taf. XXX wiedergegebene Bild. Die Linsenplatte war erheblich dicker und, wenn sie auch noch nicht zu einer Grube vertieft war, so ließ sie doch schon die Tendenz hierzu deutlich erkennen. Ihre Zellen waren ungemein hoch, zumeist kegelförmig und sichtlich sehr fest an einander gepresst. Ihre Kerne waren, wenn sie auch nicht alle in gleicher Höhe standen, doch fast durchwegs dem basalen Ende mehr, als dem freien, genähert. Die Deckschicht zeigte gegen früher kaum irgend eine wesentliche Veränderung. — Auf der linken Seite desselben Embryo, dem die Fig. 2 entnommen ist, war die Linse um eine Spur weiter entwickelt, indem sich hier in der That bereits eine kleine Grube gebildet hatte.

Im Übrigen zeigte das Auge dieses Embryo nicht viel Besonderes. Abgesehen davon, dass die laterale Wand der Augenblase, entsprechend der mächtigeren Ausbildung der Linsenplatte tiefer eingestülpt war, zeigte sie kaum eine Veränderung. Dagegen war es im höchsten Grade auffallend, dass das ganze Auge, obwohl es doch zweifellos weiter entwickelt war, als das des früher beschriebenen Stadiums,

doch erheblich kleiner war, als dieses. Ganz derselben Thatsache begegnen wir auch in späteren Stadien. Da dieser Gegenstand eine weitgehende, allgemeine Bedeutung besitzt, will ich bei demselben etwas verweilen. Jeder, der die Figuren der Taf. XXX, die sämmtlich bei der gleichen Vergrößerung gezeichnet sind, aufmerksam betrachtet, wird die Beobachtung machen, dass, wie erwähnt, das Auge im Stadium der Fig. 2 kleiner ist als im Stadium der Fig. 1, dann aber auch in dem der Fig. 4 kleiner, als in dem der Fig. 3, ja selbst kleiner als in dem der Figg. 1 und 2, in dem der Fig. 7 endlich kleiner, als in dem der Fig. 6. Und doch kann es nicht einen Augenblick zweifelhaft sein, dass das Auge im Stadium der Fig. 4 weiter entwickelt ist, als in den Stadien der Figg. 1—3 oder im Stadium der Fig. 7 weiter, als in dem der Fig. 6. Da nun von vorn herein nicht die Möglichkeit auszuschließen war, dass das Auge bei einem im Übrigen weniger weit entwickelten Embryo besser ausgebildet sein konnte, als bei einem weiter entwickelten und umgekehrt, so habe ich auch die übrigen Organisationsverhältnisse, vor Allem die Ausbildung der anderen Sinnesorgane, in Betracht gezogen. Dabei hat sich aber gezeigt, dass eine solche Annahme durchaus unstatthaft war, dass also der Embryo der Fig. 4 auch in seinen übrigen Organisationsverhältnissen weiter entwickelt war, als die Embryonen der Figg. 1—3, und eben so auch der Embryo der Fig. 7 weiter als der der Fig. 6. — Es war nun aber noch an die weitere Möglichkeit zu denken, dass in späteren Stadien zwar das Auge kleiner, aber der Gesammtquerschnitt des Kopfes doch größer sein könnte, als bei jüngeren Embryonen. Ich habe daher bei allen Embryonen die Höhe und Breite des Querschnittes durch den Kopf gemessen; diese Messungen haben gezeigt, dass bei Embryonen mit kleinerem, aber weiter ausgebildetem Auge auch der ganze Kopf kleiner, bei Embryonen mit großem, aber weniger weit entwickeltem Auge auch der ganze Kopf größer war. Daraus geht mit aller Sicherheit hervor, dass die Größe eines Embryo noch keinen sicheren Maßstab für das Alter oder, richtiger, für die Organisationshöhe desselben abgiebt. Es kann vielmehr ein kleiner Embryo weiter entwickelt sein, als ein großer[1]. Nun erhob sich aber noch eine andere Frage. Vielleicht war bei dem kleineren, aber weiter entwickelten Embryo die Zahl der Zellen größer, als bei dem größeren, aber weniger weit ent-

---

[1] Vgl. darüber: ALFRED FISCHEL, Über Variabilität und Wachsthum des embryonalen Körpers. Morph. Jahrbuch. Bd. XXIV. 1896.

wickelten. Aber auch dies war nicht der Fall. Ein Vergleich der Figg. 1 und 4 lehrt ohne Weiteres, dass die Zellenzahl bei den weiter entwickelten Embryonen keineswegs größer zu sein braucht, als bei den weniger entwickelten; ja sie kann sogar etwas kleiner sein. Es kann also ein kleiner Embryo weiter entwickelt sein, als ein großer, und doch kann seine Zellenzahl eine geringere sein. Diese Thatsache ist von höchstem Interesse und regt zu weiterem Nachdenken an. Wir waren immer gewohnt, anzunehmen, dass gleich große Embryonen auch gleich weit entwickelt sind und dass gleich weit entwickelte Embryonen auch ungefähr die gleiche Zahl von Zellen haben und nun sehen wir, dass die Thatsachen diese Annahme durchaus nicht rechtfertigen. Wie diese Thatsachen zu verstehen sind, ist freilich schwer zu sagen. Gewiss wird man annehmen dürfen, dass kleinere Embryonen sich aus kleineren Eiern entwickelt haben, aber diese Annahme erklärt nicht die Thatsache, dass weiter entwickelte Embryonen nicht nothwendig mehr Zellen zu haben brauchen, als weniger weit entwickelte.

Ich fahre nun mit der Beschreibung der Entwicklung des Auges fort. Das dritte Stadium (Fig. 3, Taf. XXX) zeigt uns die Linsenplatte zu einer tiefen Grube eingesenkt. In der Höhle der Grube liegt eine Zelle, aus deren Pigmentgehalt hervorgeht, dass sie der Deckschicht des Ektoderms angehört und bei der Einstülpung nur mechanisch in die Grube hineingezogen wurde. Es können übrigens auch Zellen der Sinnesschicht in der Höhle liegen; dies ist z. B. auf der anderen Seite desselben Embryo, dem dieses Bild entnommen ist, der Fall. Solche Zellen müssen aus irgend einem uns nicht näher bekannten Grunde aus der Reihe ihrer Genossen getreten sein. — Die Augenblase ist jetzt noch tiefer eingestülpt, als früher; zwischen ihr und der Linsenanlage ist auch jetzt nur ein enger, spaltförmiger Raum ohne zelligen Inhalt vorhanden. Die laterale Wand der Augenblase enthält nur noch wenig Pigment, die mediale scheint etwas mehr zu enthalten. In beiden Wänden nimmt die Menge der Dotterplättchen allmählich ab. — Das spärliche, die Augenblase außen umgebende Mesoderm zeigt nichts Besonderes. — Bei einem zweiten Embryo desselben Stadiums war die Linsengrube auf beiden Seiten ganz leer.

Bei einem etwas älteren Embryo stand die Linsenanlage auf der rechten Seite eben im Begriff, sich vom Ektoderm abzuschnüren (Fig. 4, Taf. XXX) und auf der linken Seite war die Abschnürung augenscheinlich schon vollzogen. Solche geringe Differenzen zwischen beiden Körperseiten trifft man nicht ganz selten. Auf beiden Seiten

des erwähnten Embryo umschloss die Linse eine kleine Höhle ohne zelligen Inhalt. Auffallend weit war bei diesem Embryo schon das Mesoderm zwischen Augenblasenwand und Ektoderm vorgedrungen und reichte fast bis an die Linse heran. Im Übrigen bot dieser Embryo in Beziehung auf sein Auge — von der schon erwähnten Kleinheit der ganzen Anlage abgesehen — keine bemerkenswerthen Eigenthümlichkeiten.

Alsbald löst sich das Linsenbläschen vollständig von seinem Mutterboden ab (Fig. 5, Taf. XXX) und die Sinnesschicht schließt sich über ihm, ohne eine Trennungsspur zu hinterlassen. An manchen Embryonen sieht man allerdings noch unmittelbar nach erfolgter Ablösung das Linsenbläschen sich gegen das Ektoderm andrängen und in eine Grube der Sinnesschicht einlegen.

Die Höhle des Linsenbläschens ist ziemlich unregelmäßig; an dem abgebildeten Schnitte war sie mehr dreieckig, als rund und vollkommen frei von zelligen Elementen. — Der früher spaltförmige Raum zwischen Linse und Retina hatte sich bedeutend erweitert, war aber allem Anscheine nach ganz ohne geformten Inhalt. Das Mesoderm zeigte das deutliche Bestreben, sich zwischen Linse und Ektoderm einzudrängen. Das Pigment in der äußeren Lamelle der sekundären Augenblase war entschieden in reichlicherer Menge entwickelt, als früher. In der inneren, zur Retina sich entwickelnden Lamelle war es dagegen fast vollständig geschwunden. Eben so waren nur mehr geringe Reste von Dotterplättchen in Linse und Retina zu finden. Die Mesodermzellen, welche die Augenblase von außen her bedeckten, ließen vielleicht die erste Andeutung einer Gruppirung zu einer zusammenhängenden Schicht erkennen.

Bald darauf machen sich an der Linse die ersten Unterschiede zwischen medialer und lateraler Wand bemerkbar. Die Zellen der medialen Wand wachsen zu größerer Länge aus und zwar ist es das freie, dem Lumen des Bläschens zugewendete Ende, welches diese Verlängerung erfährt (Fig. 6, Taf. XXX). In der Höhle des Bläschens können wieder, wie auch in dem abgebildeten Fall, einige Zellen liegen; wie wenig Bedeutung einem solchen Verhalten zuzuschreiben ist, geht schon daraus hervor, dass auf der anderen Seite desselben Embryo die Höhle ganz frei von Zellen war und nur eine Zelle etwas weiter in das Lumen vorsprang. Ob sich solche Zellen später wieder zwischen die übrigen Epithelzellen einordnen oder ob sie zerfallen und zu Grunde gehen, ist schwer zu sagen. Vielleicht kann beides geschehen. So sieht man in der Linse der Fig. 6

dorsal von den zwei großen, centralen Kernen ein rundliches, sehr intensiv gefärbtes Chromatinkorn, von dem ich glauben möchte, dass es von einem im Zerfall oder in Rückbildung begriffenen Zellkern stamme.

Zwischen Linse und Ektoderm liegt jetzt eine einfache Lage platter Mesodermzellen, und da diese Zellen sich später zweifellos an dem Aufbau der bindegewebigen Grundlage der Cornea betheiligen, so darf man wohl in dieses Stadium die erste Anlage der Hornhaut verlegen. Wichtig scheint es mir, dass zu dieser Zeit die Deckschicht des Ektoderms noch reichlich Pigmentkörnchen enthält.

Auch die Augenblase zeigt den Beginn einer Differenzirung. Die Retina ist nämlich an zwei Stellen des Querschnittes abgeknickt und damit ist, wie wir sehen werden, eine Scheidung in die Pars optica und die Pars caeca, mit welch letzterem Namen ich die Pars ciliaris und iridica zusammen bezeichnen will, eingeleitet. An der Grenze zwischen beiden Theilen der Retina, also an der Knickungsstelle, weichen die Kerne von innen her zurück. — Die Menge des Pigments der äußeren Wand der Augenblase hat gegen früher entschieden zugenommen. — In der Mitte der Außenfläche der Retina, da, wo sich auf dem Schnitt die äußere Wand der Augenblase von der inneren abgehoben hat (bei *st*), sitzen den Zellen kleine Buckel auf, die rundliche, mit hellem Inhalt erfüllte Vacuolen enthalten. Damit ist der erste Anfang der Differenzirung eines Neuroepithels gemacht. Es scheint mir von Interesse, dass diese Differenzirung am hinteren Pol der Augenachse den Anfang nimmt. — Der Opticus lässt bereits feine Fasern erkennen. — Das der Augenblase aufliegende Mesoderm ordnet sich deutlicher als früher zu einer Hülle derselben um.

Die weitere Ausbildung der medialen Wand des Linsenbläschens macht nun rasche Fortschritte. Im nächsten Stadium springt diese Wand schon als ein kleiner Hügel in das Lumen des Bläschens vor (Fig. 7, Taf. XXX). Dabei färben sich die freien Enden der Zellen mit Kochenillealaun erheblich dunkler, als die basalen. — Im Übrigen hat aber das Auge kaum irgend welche Fortschritte in der Entwicklung gemacht. Um so beträchtlicher sind dieselben im nächsten Stadium.

Die Linsenfasern erfüllen jetzt (Fig. 8, Taf. XXX) fast die ganze Höhle des Linsenbläschens. Sie sind unregelmäßig koncentrisch über einander gelagert und die am meisten in der Peripherie gelegenen stoßen mit ihren basalen Enden am hinteren Linsenpol an einander.

Unter dem Epithel der Cornea findet sich eine dünne Fibrillen-

lage, welche zweifellos den hier liegenden Mesodermzellen den Ursprung verdankt und sich kontinuirlich in die oberflächlichste Cutisschicht fortsetzt. Ich habe mich von dieser Thatsache auch an Larven von Salamandra maculosa und atra aufs sicherste überzeugt und eben so auch an Knochenfischen (Hecht und Forelle) und stehe daher nicht an, die Bowman'sche Membran, die sich aus dieser ersten Fibrillenschicht entwickelt, zusammen mit der oberflächlichsten Lage von Hornhautkörperchen als Cutisschicht der Cornea zu bezeichnen.

Unter der Cornea, nahe dem Rande der Augenblase, finden sich zwei große Gefäßquerschnitte; ich werde darauf bei der Beschreibung der späteren Stadien noch zurückkommen. — Die Scheidung der Retina in eine Pars optica und Pars caeca ist noch schärfer, als früher, und beide Theile haben eine ziemlich weitgehende Differenzirung erfahren. Vor Allem gilt dies von der Pars optica. An ihr kann man schon dieselben Schichten unterscheiden, welche die fertige Retina charakterisiren. Man trifft von innen nach außen: 1) eine äußerst dünne Lage von Opticusfasern, die nur beim Sehnerveneintritt eine größere Dicke zeigt; darauf folgt: 2) eine einfache Lage von Kernen, die Zellkerne der Ganglienzellenschicht; 3) ein ziemlich breiter, heller Streifen, der bei starker Vergrößerung feine Fäserchen erkennen lässt, die sich vielfach durchkreuzen, die innere reticuläre Schicht; 4) eine sehr dicke Lage von Zellkernen, die fast überall zu dreien über einander liegen, die innere Körnerschicht; 5) ein sehr dünner, eben merkbarer, heller Streifen, die äußere reticuläre Schicht; sodann 6) eine Lage von Kernen, die augenscheinlich zwei Schichten bilden, die äußere Körnerschicht, und endlich 7) die Stäbchenzapfenschicht. Diese hatte sich schon in den zwei vorhergehenden Stadien in Form von rundlichen Buckeln, welche den Kernen an der Außenfläche der Retina aufsaßen und kleine rundliche Vacuolen enthielten, bemerkbar gemacht. Jetzt sind diese Buckel fast durchwegs zu flaschenförmigen Körpern ausgewachsen, an denen man deutlich ein Innen- und ein Außenglied unterscheiden kann. — Ich wage nicht die Frage zu entscheiden, ob wir es hier mit Stäbchen oder Zapfen zu thun haben; wenn diese Gebilde auch mehr Stäbchen als Zapfen ähnlich sehen und zwischen ihnen kleinere, zapfenähnliche Gebilde nur in geringer Menge vorkommen, so unterscheiden sie sich doch auch wieder so auffallend von den Stäbchen der entwickelten Amphibienretina, dass es mir gerathen erscheint, zu sagen, es habe noch keine Differenzirung dieser Bildungen zu Stäbchen und Zapfen stattgefunden;

Stäbchen und Zapfen gehen vielleicht aus einer gemeinsamen Grundform hervor. Es soll davon weiter unten noch die Rede sein. Das Pigment in der äußeren, zum Tapetum nigrum umgewandelten Wand der Augenblase ist bedeutend vermehrt und namentlich an der der Retina zugewendeten Seite sehr mächtig entwickelt. — An der Grenze zwischen Pars optica und Pars caeca sind wieder, wie früher, kernfreie Stellen. An der Pars caeca, die sich zum überwiegenden Theile wohl zur Pars iridica entwickelt, ist die äußere, aus dem Tapetum fortgesetzte Lage dicker, als dieses, und ihre Dicke nimmt noch gegen den Umschlagsrand zu. Je höher die Zellen werden, um so ärmer werden sie an Pigment.

Das die Augenblase umgebende Mesodermgewebe bildet jetzt eine geschlossene Hülle, in der sich hier und da Pigmentkörnchen finden.

Im nächsten Stadium (Fig. 9, Taf. XXX) hat das Auge an Umfang sehr zugenommen, jedoch hat, von dieser Größenzunahme abgesehen, eigentlich nur die Linse eine namhaftere Weiterbildung erfahren. Am hinteren Pol der Linse bemerkt man eine Grube oder einen Schlitz, dessen Wände von den basalen Enden der jüngsten Linsenfasern gebildet werden. Der schon erwähnte Unterschied zwischen freien und basalen Enden der Fasern ist auch jetzt an den jüngsten Linsenfasern deutlich zu erkennen. — Auch an den Kernen zeigen sich je nach dem Alter der Fasern bemerkenswerthe Unterschiede. Während die Kerne des Linsenepithels und eben so auch die Kerne der sich unmittelbar daran anschließenden Linsenfasern ein sehr gleichmäßiges, ungemein zartes, chromatisches Gerüst enthalten, wird dieses mit zunehmendem Alter der Fasern gröber und dabei lockerer; es treten größere, weniger tingirbare nucleolenartige Bildungen auf und die Kerne erscheinen demgemäß heller, als die Kerne des Linsenepithels und der jungen Fasern.

In dem nächsten, von mir untersuchten Stadium, bei einer Larve, die im konservirten Zustande 13 mm maß, zeigte das Auge auf dem Querschnitte das in Fig. 10, Taf. XXX wiedergegebene Bild. Die Linse war ungemein groß, von ovaler Form, das stumpfe Ende nach innen, das spitze nach außen gewendet. Sie ließ auf dem Medianschnitt einen überaus regelmäßigen Bau erkennen. Ein solches Bild einer Linse sieht aus wie ein Schnitt durch eine Gastrula. Das Linsenepithel zeigte auf der hinteren Fläche den Beginn einer regelmäßigen Anordnung. Wie nämlich die Anschnitte durch die Linse deutlich erkennen lassen (vgl. Fig. 10 *a*), beginnen sich die Zellen an der Grenze des Epithels zu meridionalen Reihen zu ordnen. Die

nothwendige Folge davon ist, dass sich die Linsenfasern von nun an zu radiären Lamellen ordnen. Auf dem Schnitte durch die Mitte der Linse (Fig. 10) sieht man, dass sich die Kerne der Zellen, welche jene Reihen bilden, dachziegelförmig über einander legen.

Die Linsenfasern zeigen noch im Wesentlichen dieselbe Beschaffenheit, wie früher. Basales und freies Ende sind typisch von einander verschieden; das basale ist verdickt und besitzt einen feinkörnigen, zuweilen, wie es scheint, undeutlich längsstreifigen Inhalt, das freie ist sehr in die Länge gezogen, stark abgeplattet, von homogener Beschaffenheit und starkem Lichtbrechungsvermögen. An den Kernen der Linsenfasern sind dieselben Unterschiede, wie früher, zu erkennen. Häufig sieht man in den centralen Kernen helle Vacuolen, die mit dunkleren Inhaltskörnern erfüllt sind.

In der Mitte der hinteren Fläche, da, wo die basalen Enden der Fasern einander begegnen, ist wieder eine tiefe Spalte erkennbar, die sich von der Oberfläche fast bis ins Centrum der Linse verfolgen lässt. — Ob schon eine Kapsel vorhanden ist, konnte ich nicht mit Sicherheit entscheiden.

Das Epithel der Cornea ist jetzt vollkommen frei von Pigment.

Die Differenzirung der Retina hat weitere Fortschritte gemacht. Ihre Schichtung ist nicht überall gleich deutlich; in der Mitte ist sie am besten ausgebildet und sie wird um so undeutlicher, je mehr man sich der Peripherie nähert. In einiger Entfernung von der Grenze zwischen Pars optica und Pars caeca hört sie ganz auf. Namentlich die Stäbchenzapfenschicht lässt gut erkennen, wie die Differenzirung von der Peripherie zum Centrum allmählich zunimmt. Die Pars caeca lässt die Zusammensetzung aus zwei Blättern deutlich erkennen. Das äußere, das eigentlich nur der vordere Theil des Tapetum ist, ist am Rand etwas verdickt und das Pigment in ihm vermehrt. Aber auch in dem inneren, aus der eigentlichen Retina fortgesetzten Blatte hat vom Rande her die Pigmentbildung begonnen. Der äußeren Fläche der Pars iridica liegt oben und unten ein Gefäß auf und an den meisten Schnitten sieht man überdies noch einige flache, zum Theil pigmentirte, Bindegewebszellen. Dieses Bindegewebe mit den Gefäßen stellt die erste Anlage des Stroma iridis dar. Man kann aber nicht einen Augenblick zweifelhaft sein, dass die eigentliche Grundlage der Iris die Pars iridica retinae und nicht das bindegewebige Stroma ist. Es wird davon noch in einem späteren Abschnitte die Rede sein.

Ein Vergleich der Figg. 8, 9 und 10 (Taf. XXX) lehrt, dass die Gefäße, welche später zu Irisgefäßen werden, Anfangs eine etwas

andere Lage haben und erst allmählich auf die vordere Fläche der Pars iridica retinae rücken.

Eine Thatsache, von der man sich sowohl in diesem, wie in den nächst vorhergehenden Stadien leicht überzeugen kann, besteht darin, dass weitaus die meisten Theilungsfiguren der Retina an der Grenze zwischen Pars optica und Pars caeca zu finden sind. Dort, wo die Retina bereits in die einzelnen Schichten gesondert ist, habe ich in den letzten Stadien überhaupt keine Theilungsfiguren mehr finden können, obwohl doch sonst die Menge derselben in meinen Präparaten eine sehr große ist. Wir dürfen daher der Grenzzone zwischen beiden Abschnitten der Retina eine besondere Wachsthumsenergie zuschreiben. Dies gilt aber nur für die späteren Stadien, in jüngeren trifft man, wie auch die Figg. 2, 3, 4 und 6 lehren, Theilungsfiguren auch in der Mitte.

Eine Eigenthümlichkeit, die allen Stadien gemeinsam ist, besteht darin, dass, wie schon lange bekannt ist und in der jüngsten Zeit von Schaper ganz besonders nachdrücklich hervorgehoben wurde, die Theilungsfiguren stets an der äußeren, dem Tapetum zugewendeten Seite der Retina gelegen sind. Ob wir aus dieser Eigenthümlichkeit, welche die Retina mit dem Centralnervensystem gemein hat, indem auch hier die Theilungsfiguren stets an der dem Lumen zugewendeten Seite stehen, den Schluss ziehen dürfen, dass die Retina Anfangs den Formwerth eines einschichtigen Cylinderepithels besitze, will ich dahingestellt sein lassen.

In dem Raum zwischen Linse und Retina habe ich auf den Schnitten durch das rechte Auge im Ganzen nur drei Zellen gefunden, darunter eine in Theilung; im linken Auge konnte ich mich aber mit Sicherheit auch nicht von der Existenz einer einzigen Zelle überzeugen. An einem anderen gleich weit entwickelten Embryo fand ich in diesem Raum zwei oder drei Zellen im rechten, fünf bis sechs im linken Auge. Die Zellenzahl schwankt also. — Von der Eintrittsstelle des Opticus zieht ein feiner Faden zur hinteren Linsenfläche (vgl. Fig. 10); dort, wo er sich an diese ansetzt, war in einem Fall ein Zellkern zu sehen. Auch sonst durchziehen vereinzelte feine Fäden den erwähnten Raum.

Das, dem Tapetum außen aufliegende Mesodermgewebe zeigt den ersten Beginn einer Sonderung in zwei Schichten, indem die inneren Zellen Pigment entwickeln, die äußeren zumeist pigmentlos bleiben. Damit ist der Anfang einer Differenzirung in Chorioidea und Sklera gegeben.

Bei den beiden ältesten von mir untersuchten Axolotl-Larven, die im konservirten Zustande 15, bezw. 16,5 mm maßen, war die Linse schon mehr kugelig als oval; immerhin aber war die Hauptachse noch etwas länger als der Äquatorialdurchmesser. Die Zellen des Linsenepithels waren deutlicher, als bei den 13 mm langen Larven, an der Epithelgrenze zu meridionalen Reihen geordnet. Die innersten Linsenfasern hatten ihre Kerne verloren.

An der Retina war die Differenzirung der einzelnen Schichten weiter gediehen. Vor Allem war schon ein deutlicher Unterschied zwischen Stäbchen und Zapfen zu erkennen. Ich habe einen Schnitt durch die Mitte der Retina einer 15 mm langen Larve auf Taf. XXXI, Fig. 2 bei Ölimmersion gezeichnet.

Wie schon früher erwähnt, nimmt die Differenzirung der Retina vom hinteren Pol der Augenachse ihren Ausgang und schreitet von da nach der Peripherie weiter. Man trifft also immer an der Peripherie jüngere Zustände, als in der Mitte. Ich habe nun in Fig. 2 *a*, Taf. XXXI, mehrere Neuroepithelzellen von der Peripherie der Retina einer 16,5 mm langen Larve abgebildet. Das erste Bild zeigt uns ein Außenkorn, dem ein kleiner, homogener Buckel aufsitzt, der sich mit Boraxkarmin ziemlich dunkel gefärbt hat und auf welchem außen noch ein ganz kleiner, heller, ungefärbter Kegel sitzt. Daneben sieht man eine Neuroepithelzelle, deren Buckel stark in die Länge gewachsen ist und im Inneren eine Vacuole enthält. In der zweiten Reihe ist zunächst eine Zelle dargestellt, die ähnlich aussieht, wie die erste Zelle der obersten Reihe. Die zweite Zelle hat in so fern eine Weiterbildung erfahren, als zwischen dem Kern und der homogenen Masse eine ziemlich große Vacuole aufgetreten ist, in deren flüssigem Inhalte ein paar stark lichtbrechende Körner liegen. Zugleich ist der kleine Kegel länger und dicker geworden und in ihm bemerkt man gleichfalls einige helle Körner. Noch weiter sind diese Eigenthümlichkeiten in der dritten Zelle der ersten Reihe gediehen. — In der ersten Zelle der dritten Reihe ist die Vacuole, die nach außen auf den Kern folgt, von besonderer Größe und Regelmäßigkeit; die zweite Zelle stellt schon eine typische Stäbchenzelle dar. An dem Stäbchen können wir, wie auch an den Stäbchen der Fig. 2, ein Außen- und ein Innenglied unterscheiden und zwischen beiden eine quere, ziemlich dunkel tingirte Scheibe, die, wie die Bilder der Fig. 2*a* lehren, zweifellos aus der homogenen Masse hervorgegangen ist, die den Kernen der jungen Neuroepithelzellen außen aufsitzt. Diese Scheibe stellt den Schaltkörper Ranvier's dar, während die

helle Substanz zwischen ihm und dem Kern, die bei ihrem Auftreten als Inhalt einer Vacuole imponirt, RANVIER's Nebenkörper darstellt. Das Außenglied, das später noch bedeutend in die Länge wächst, und z. B. beim erwachsenen Salamander nach Fixirung in FLEMMING-scher Flüssigkeit sich in zahlreiche quere Scheiben gliedert, ist bei der Axolotl-Larve von stark lichtbrechenden Körnern durchsetzt, die in Reihen geordnet sind und dadurch dem ganzen Außenglied ein streifiges Aussehen verleihen. Es erscheint mir sehr wahrscheinlich, dass bei der Bildung und dem Wachsthum des Außengliedes der Schaltkörper eine wichtige Rolle spielt.

Über die Entstehung der sogenannten LANDOLT'schen Kolben der Amphibienretina habe ich keine Beobachtungen angestellt. —

Es ist schon von vielen Seiten die Frage erörtert worden, ob die Einstülpung der primären Augenblase und ihre Umbildung zur sekundären einfach eine mechanische Folge der Entwicklung der Linse oder aber ein Vorgang sei, der im Grunde selbständig abläuft und nur der Zeit nach mit der Entwicklung der Linse zusammenfällt. Es hat sich darüber eine ganze Litteratur angehäuft, da fast Jeder, der sich mit der Entwicklung des Auges beschäftigte, sich darüber geäußert hat. Ich will von dieser Litteratur hier absehen, da es sich dabei meistens weniger um wirklich beweiskräftige Beobachtungen, als um zum Theil vorgefasste Meinungen handelt[1]; dagegen will ich eine Beobachtung mittheilen, die mir in dieser Frage ausschlaggebend zu sein scheint. Der Zufall hat mir vor mehreren Jahren einen Axolotl-Embryo in die Hand gespielt, der eine ganz eigenartige Missbildung des Kopfes zeigte. Das Ektoderm und alle ektodermalen Gebilde waren auf der linken Seite kaum halb so mächtig entwickelt als rechts. Der Kopf war in Folge dessen stark nach links gebogen. Die Nasengrube dieser Seite war klein und

---

[1] Nur einen von v. KUPFFER erwähnten Fall will ich hier berühren. Er betrifft einen von HERMANN BECKER beschriebenen Mikrophthalmus beim Menschen. An dem Bulbus fehlten die Linse, das Corpus ciliare, die Iris und die Pupille. Die Chorioidea adhärirte der Cornea, Tapetum nigrum und Retina waren vorn geschlossen, — alles das sind Umstände, die es möglich erscheinen lassen, dass vor der Geburt eine Verletzung des Auges stattgefunden hatte. So weit ich mir aus der Darstellung v. KUPFFER's ein Bild machen kann, scheint mir der Fall nicht so beschaffen gewesen zu sein, dass er den Satz rechtfertigte: »hier dürfte mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass der normale Process der Linsenbildung überhaupt nicht stattgefunden hatte«. Vgl. v. KUPFFER, Verhandl. der anatom. Gesellsch. auf der zehnten Versammlung in Berlin 1896.

ihre Wände dünn; das Gehörbläschen schien etwas nach vorn geschoben zu sein und war nur etwa halb so groß als rechterseits. Dabei war auch das ganze Gehirn auf der linken Seite, obwohl es dieselben Abschnitte, wie auf der rechten, erkennen ließ, doch außerordentlich viel dünner und schmächtiger. Es musste also schon bei der ersten Entwicklung des Embryo ein Defekt im Bereiche des Ektoderms der linken Seite bestanden haben. Das interessanteste Verhalten aber zeigte das Auge. Ich habe einen Schnitt, der beide Augen gleich voll traf, auf Taf. XXX, Fig. 11 abgebildet. Rechts (auf der Figur links) war das Auge ganz normal entwickelt; die Augenblase war tief eingestülpt und die Linse, welche im Anschnitte getroffen ist, hatte sich vollständig vom Ektoderm abgelöst. Auf der linken Seite war dagegen von einer Linse überhaupt nichts, oder wenigstens nichts Sicheres zu erkennen; es müsste denn sein, dass die Ektodermverdickung, die man bei l^1 an der dorsalen Seite des Kopfes sieht, und die auf der gesunden Seite kein Analogon hat, als eine rudimentäre, ganz aus der Lage gebrachte Linsenanlage aufzufassen wäre. Jedenfalls konnte aber diese Bildung keinen Einfluss auf die Entwicklung der Augenblase nehmen. Nun war auch auf der linken Seite eine sekundäre Augenblase vorhanden (ab^1); aber diese war sehr viel kleiner und viel weniger regelmäßig, als rechts. Indess konnte man, wie hier, ganz deutlich zwei Blätter, ein dünnes äußeres und ein dickes inneres, unterscheiden. Unter ihr lagen einige Mesodermzellen, aber nichts, was einer Linse auch nur im entferntesten vergleichbar war. Wir dürfen daher wohl sagen, dass die Einstülpung der primären Augenblase und ihre Umbildung zur sekundären ein Vorgang ist, der auch unabhängig von der Linsenbildung erfolgen kann, der aber, wenn diese ausbleibt, nicht mit der Regelmäßigkeit abläuft, wie unter normalen Verhältnissen. —

Bei Triton taeniatus geht die Entwicklung der Linse in wesentlich derselben Weise vor sich, wie beim Axolotl, nur setzt sie schon früher ein. Während man nach dem früher Gesagten beim Axolotl den Anfang der Linsenbildung ungefähr in das Stadium von 24 Urwirbeln zu verlegen hat, bemerkt man bei Triton taeniatus schon im Stadium von 16 Urwirbeln eine kleine Einsenkung des Ektoderms an der Stelle, wo sich die Linse bildet. Interessant ist dabei, dass solche Tritonembryonen in Beziehung auf die Ausbildung ihrer übrigen Sinnesorgane, wenigstens in Beziehung auf das Gehörbläschen und die Riechgrube, eben so hoch stehen, wie Axolotl-Embryonen

von 24 Urwirbeln. Beim Axolotl dürfte sich das Linsenbläschen im Stadium von etwa 35—36 Urwirbeln vollständig vom Ektoderm ablösen; beim Triton kann ich aber schon im Stadium von ungefähr 22 Urwirbeln keine sichere Verbindung mehr zwischen beiden erkennen. Im Übrigen jedoch bestehen kaum nennenswerthe Unterschiede zwischen Axolotl und Triton. Wie dort, macht sich auch hier bei der Umbildung der Epithelzellen in die Linsenfasern schon frühzeitig ein Unterschied zwischen freier und basaler Seite der Zellen bemerkbar, und auch hier ordnen sich die Zellen des Epithelrandes schon bald zu meridionalen Reihen.

Angesichts dieser Übereinstimmung in der Entwicklung der Linse sind die Differenzen in der Entwicklung der Retina in hohem Grade auffallend. In einem Stadium, welches dem Stadium der Fig. 10, Taf. XXX vom Axolotl entspricht, ist beim Triton die Ganglienzellenschicht mindestens drei, die innere Körnerschicht mindestens fünf Zellen dick, während die äußere Körnerschicht eine einfache Lage sehr regelmäßig gestellter Zellkerne enthält. Die Ausbildung der Stäbchenzapfenschicht scheint bei beiden Formen in der gleichen Weise zu erfolgen. Während es mir aber beim Axolotl nicht gelingen wollte, Zwillingszapfen zu finden, sehe ich solche bei älteren Tritonlarven in jedem Schnitt. Wenn man die Querschnittsbilder der Retina beider Formen mit einander vergleicht, kann man sich des Gedankens nicht erwehren, dass das Sehvermögen des Triton ungleich besser sein muss, als das des Axolotl, ein Gedanke, der auch noch, wie im nächsten Abschnitt gezeigt werden wird, durch andere Erscheinungen nahegelegt wird. —

Die Entwicklung der Linse geht indessen gewiss nicht bei allen Amphibien, ja nicht einmal bei allen Urodelen in derselben Weise vor sich wie beim Axolotl und Triton. Ich habe zwei junge Embryonen von Salamandra atra von 8, bezw. 8,6 mm Länge (nach Pikrinsäure-Sublimathärtung) geschnitten. Während bei dem älteren der beiden die Linse ungefähr das Aussehen hatte, wie bei dem Axolotl-Embryo der Fig. 9, Taf. XXX, bot sie bei dem jüngeren das Bild der Fig. 1, Taf. XXXI. Sie erinnerte sehr an das Verhalten der Pristiurus-Linse, etwa im Stadium der Fig. 8 oder 9, Taf. XXVIII. Und vielleicht gestattet diese Ähnlichkeit auch einen Schluss auf eine ähnliche Entwicklung; es müsste dann die Höhle des Linsenbläschens in anderer Weise entstehen, als beim Axolotl oder Triton. Nun ist es aber noch weiterhin interessant, dass bei dem älteren der beiden Embryonen, bei dem, wie gesagt, die Linse ungefähr

das Bild der Fig. 9, Taf. XXX bot, die Retina noch nicht die geringste Spur einer Differenzirung in einzelne Schichten erkennen ließ. Alles das sind Thatsachen, die zum Denken anregen. Ein Axolotl oder Triton verlässt schon sehr früh das Ei und hat dann für seinen Unterhalt selbst zu sorgen; er muss daher auch möglichst bald in den Gebrauch seiner Sinnesorgane gesetzt werden. Eine Salamandra atra dagegen verbringt ihre ganze Larvenzeit im Uterus der Mutter und kann sich daher, so zu sagen, mit der Entwicklung ihrer Sinnesorgane und speciell ihrer Augen Zeit lassen. —

Von der Linse einer Necturus-Larve von 21 mm Länge erwähne ich hier nur, dass das Epithel noch sehr weit auf die Hinterfläche reichte und dass die Zellen am Epithelrand deutlich zu meridionalen Reihen geordnet waren.

Eine kontinuirliche Reihe älterer Stadien habe ich nur von Salamandra atra untersucht, und zwar Larven von 2,6, 3,0, 3,9 und 4,9 cm Länge. Der Bau der Linse gleicht schon bei den jüngsten dieser Larven so sehr dem Bau der fertigen Linse, dass ich es für unnöthig halte, hier genauer darauf einzugehen.

Die Linsenentwicklung der Anuren habe ich nicht untersucht. —

Es ist wohl selbstverständlich, dass an einem so leicht zu beschaffenden Material, wie es Amphibieneier sind, schon frühzeitig Untersuchungen über die Entwicklung der Linse und des Auges überhaupt angestellt wurden. — Nachdem REMAK[1] im Jahre 1855 gefunden hatte, dass sich die Linse beim Frosch als ein »blasiger Auswuchs« der »inneren weißen Zellenschicht des äußeren Keimblattes« bilde, und diese Beobachtung später von BARKAN[2] und LIEBERKÜHN[3] mit Beziehung auf andere Batrachier bestätigt worden war, gab A. GOETTE zuerst in einem vorläufigen Bericht[4] und dann in seinem bekannten Werk über die Enwicklungsgeschichte der

[1] R. REMAK, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1855. p. 150.

[2] A. BARKAN, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges der Batrachier. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien. Math. naturw. Klasse 1866. Der Text dieser kurzen Abhandlung steht, so weit er die Linse betrifft, in einem gewissen Gegensatz zu den Abbildungen, in so fern diese die erste Linsenanlage als solide Wucherung zeigen, während im Text die Angabe REMAK's bestätigt wird.

[3] N. LIEBERKÜHN, Über das Auge des Wirbelthierembryo. Kassel 1872. Schriften der Ges. zur Beförd. der gesammten Naturwiss. zu Marburg. Bd. X. 5. Abth.

[4] AL. GOETTE, Kurze Mittheilungen aus der Entwicklungsgeschichte der Unke. Arch. für mikr. Anat. Bd. IX. 1873. p. 401.

Unke[1] eine ausführliche Darstellung der Entwicklung der Linse. In dieser trat er REMAK und BARKAN in so fern entgegen, als er die Linse »aus einer soliden Wucherung der Oberhaut hervorgehen« ließ, »welche erst nachträglich eine Höhle erhält«. Dieser Angabe trat KESSLER[2] entgegen, der bei Triton ganz eben so, wie es REMAK in Beziehung auf den Frosch gethan hatte, die Linse »als ursprünglich hohlen Körper« entstehen ließ. Dieser Angabe fügte er noch die Bemerkung bei, dass damit nicht gesagt sei, »dass man sich diesen Hohlkörper, die Linsenblase, leer zu denken hätte; dieselbe ist vielmehr erfüllt von einer Flüssigkeit, welche im gehärteten Präparat als feinfaseriges Gerinnsel erscheint; in diesem sind in der Nähe der Innenfläche der Blasenwand kleine Körperchen eingebettet, welche nur als ausgetretene Dotterplättchen gedeutet werden können, die sich wohl auch bisweilen so gruppiren, dass sie, umgeben von den Fäden jenes Gerinnsels, Zellen vortäuschen können«. KESSLER meint, dass seine Beobachtung vielleicht auch für die Batrachier Geltung haben möchte. Im Jahre 1886 publicirte KORÁNYI[3] eine kleine Abhandlung über die Entwicklung der Linse, in der er u. A. mittheilte, dass bei Triton »das verdickte Ektoderm« der Linsengrube »mehrere cylindrische Zellreihen« führt. — Vier Jahre später erschien eine unter LEUCKART's Leitung ausgeführte, sehr fleißige Untersuchung EMIL SCHOEBEL's[4], die sich zwar hauptsächlich mit der postembryonalen Entwicklung des Auges beschäftigte, aber doch auch die ersten Entwicklungsstadien mit in den Kreis der Beobachtungen zog. Die Untersuchung bezog sich in erster Linie auf Hyla arborea. SCHOEBEL meint, dass sich zwischen Ektoderm und Augenblase vor der Bildung der Linse eine dünne Mesodermlamelle einschiebe. Was die Linsenbildung selbst betrifft, so findet er, dass die Zellen der inneren Ektodermschicht zunächst zu langen Cylinderzellen auswachsen und dass sich dann die von ihnen gebildete Platte zu einer kleinen, hohlen Grube einsenke. Dieser Bildungsmodus

---

[1] AL. GOETTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus). Leipzig 1875.

[2] LEONH. KESSLER, Untersuchungen über die Entwicklung des Auges, angestellt am Hühnchen und Triton. Dorpat 1871. — Zur Entwicklung des Auges der Wirbelthiere. Leipzig 1877.

[3] ALEX. KORÁNYI, Beiträge zur Entwicklung der Krystalllinse bei den Wirbelthieren. Internat. Monatsschr. f. Anatomie und Histologie. Bd. III. 1886. p. 235.

[4] EMIL SCHOEBEL, Zur postembryonalen Entwicklung des Auges der Amphibien. Inaug.-Diss. aus Leipzig. Jena 1890.

finde sich nicht bloß bei Hyla, sondern, wie SCHOEBEL ausdrücklich gegen GOETTE betont, auch bei Bombinator. Er meint, es komme nur auf die richtige Schnittführung an, um sich zu überzeugen, dass es sich bei der Entwicklung der Linse der Amphibien stets um eine hohle Einsenkung und nicht um eine solide Wucherung handle. — Endlich liegt über die Entwicklung der Linse von Triton noch aus der jüngsten Zeit eine Arbeit von TOYOTARO INOUYE[1] vor, die hinsichtlich der thatsächlichen Befunde alle Anerkennung verdient, wenn auch das Gesammtergebnis ein etwas dürftiges ist. INOUYE findet die Entwicklung wesentlich so, wie ich sie vom Axolotl beschrieben habe; nur schließt die Darstellung schon mit dem Stadium ab, in welchem die innere Wand des Linsenbläschens dicker zu werden beginnt[2].

Übrigens beziehen sich nahezu alle Arbeiten über Linsenentwicklung bloß auf die allerersten Stadien. Nur die Arbeit SCHOEBEL's macht hiervon eine Ausnahme. Aber, wenn auch in seinen Ausführungen viel Richtiges vorkommt, so ist er doch vielfach durch die herrschende Lehre von der »Schalenstruktur« der Linse zu irrigen Ansichten geführt worden. SCHOEBEL erwähnt, dass die Höhle des Linsenbläschens nur in den seltensten Fällen vollständig leer sei. »In der Regel finden sich in derselben eine Anzahl Zellen, die bei der Verschmelzung der Umschlagsränder der noch mit dem Ektoderm im Zusammenhang stehenden Linsenblase als überschüssig aus dem Verbande der einschichtigen Zellenlage ausrangirt worden sind.« Der Bestand dieser Zellen sei aber nur von kurzer Dauer, da sie rasch der Auflösung und Resorption anheimfallen. — In Beziehung auf die Bildung der Linsenfasern giebt SCHOEBEL an, dass zuerst die der Achse am nächsten gelegenen Zellen die größte Wachsthumsintensität aufweisen und dass diese in dem Maße abnimmt, als sich die Zellen von der Achse entfernen. Wenn ich dieser Angabe irgend eine Berechtigung zuerkennen soll, so kann ich sie nur auf Stadien beziehen, ähnlich denen, welche ich auf Taf. XXX, Fig. 6 und 7, abgebildet habe; auf alle späteren finden sie keine Anwendung. — Einige Zeit, nachdem die Faserbildung

[1] TOYOTARO INOUYE, Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Linse. Inaug.-Diss. aus München. München 1895.

[2] Gelegentlich einer Arbeit über »die postembryonale Entwicklung der Epidermis des Siredon pisciformis« (Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIV, 1885) gab JUSTUS CARRIÈRE auch eine kurze Beschreibung des Auges junger Axolotllarven, die indess in Betreff der Linse nichts Neues enthielt, und die ich daher hier nicht referiren zu müssen glaube.

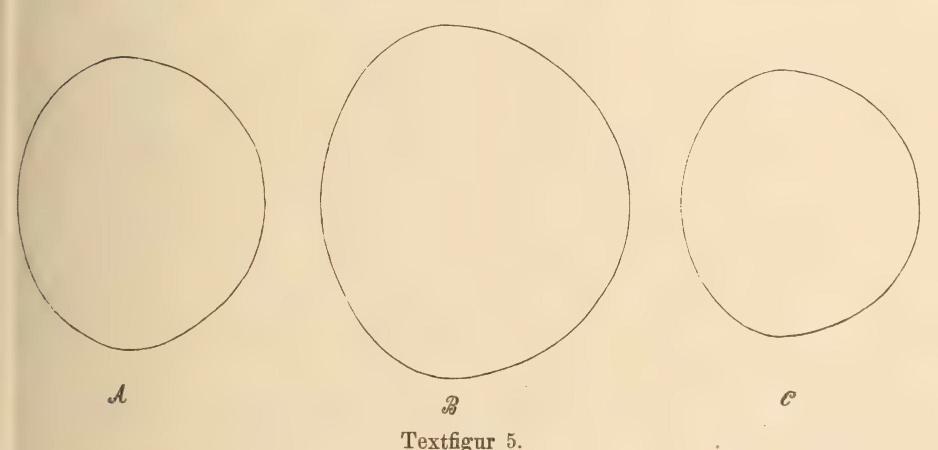
begonnnen hat, soll nach SCHOEBEL die Stelle, »welche den eigentlichen Faserbildungsherd abgiebt«, oder, wie wir einfacher sagen wollen, der Epithelrand, »wenn nicht geradezu nach dem proximalen Pol gedrängt, so doch in unverhältnismäßig geringer Entfernung davon gehalten« werden. Diese Angabe enthält eine richtige und eine unrichtige Beobachtung; richtig ist, dass der Epithelrand sehr weit hinten, also sehr nahe dem hinteren Linsenpol liegt (vgl. meine Figg. 7—10, Taf. XXX); unrichtig aber ist, dass sich dieser Epithelrand erst sekundär nach hinten verschiebt. Vielmehr liegt er bei den Amphibien von allem Anfang an nahe dem hinteren Pol und rückt später langsam gegen den Äquator. Die Verschiebung geht also in umgekehrter Richtung, als SCHOEBEL angiebt, vor sich, beginnt aber freilich erst in Stadien, auf welche sich seine Untersuchung nicht mehr bezieht. Es wird davon noch weiter unten die Rede sein. —

Was die Entwicklung der übrigen Theile des Auges betrifft, so will ich hier auf eine genaue Berücksichtigung der Litteratur verzichten. Ich möchte aber erwähnen, dass auch in dieser Hinsicht die Arbeit SCHOEBEL's die zuverlässigsten Mittheilungen bringt. Nur was die Retina betrifft, will ich dessen Angaben hier kurz referiren, weil sich dieselben gleichfalls auf den Axolotl beziehen. »Die erste Differenzirung in Schichten, die sich geltend macht, liefert«, wie SCHOEBEL berichtet, »die sogenannte innere granulirte oder innere reticuläre Schicht.« »Unmittelbar darauf, oder wohl häufig auch zu gleicher Zeit« entsteht die äußere reticuläre Schicht. Erst dann soll sich das Neuroepithel differenziren. Wie aus der oben gegebenen Beschreibung hervorgeht, muss ich dieser Darstellung entgegentreten. Ich finde, dass die Differenzirung der Retina mit dem Neuroepithel beginnt. Ob sich ein Stadium findet, in welchem nur eine innere und nicht auch eine äußere retikuläre Schicht vorhanden ist, will ich dahingestellt sein lassen; ich habe keines gefunden. Die Bildung der Stäbchen und Zapfen wird von SCHOEBEL in einer Weise geschildert, die deutlich zeigt, dass ihm ganz ähnliche Bilder, wie mir, vorgelegen haben und, wenn seine Beschreibung etwas anders lautet, als die von mir gegebene, so liegt der Grund vielleicht nur in der Verschiedenheit der angewandten Methoden.

B. Bau. Das Auge der Amphibien bietet schon desshalb ein großes allgemeines Interesse, weil die Amphibien der Mehrzahl nach Formen sind, welche in ihrer Jugend, als Larven, im Wasser

leben, um erst nach zurückgelegter Metamorphose das Land aufzusuchen. Der Wechsel zweier verschieden stark lichtbrechender Medien muss auch im Bau ihrer Augen zum Ausdrucke kommen; daran wird aber auch die Linse einen hervorragenden Antheil haben.

Zwar wird auch die Linse der Amphibien, wie die der Fische, zuweilen als kugelig beschrieben; so sagt z. B. KESSLER, »die Tritonenlinse unterscheide sich von der der Eidechse durch ihre vollkommene Kugelgestalt« und SCHOEBEL giebt an, dass die entwickelte Linse der Batrachier gleichfalls kugelig sei. Bei BECKER[1] finde ich sogar folgende merkwürdige Stelle: »Den einfachsten Bau besitzen die kugeligen Linsen einiger Fische, Amphibien und Reptilien, wie Stockfisch, Triton, Salamander, Frosch und Eidechse.« Indessen kann man sich an jeder frischen und an jeder in situ gehärteten Amphibienlinse leicht vom Gegentheil überzeugen. Ja, die Linse der Amphibien ist nicht nur nicht kugelig, sondern sie zeigt sogar stets einen sehr auffallenden Unterschied zwischen Vorder- und Hinterfläche. Die vordere Fläche ist stets weniger stark gewölbt, besitzt also einen



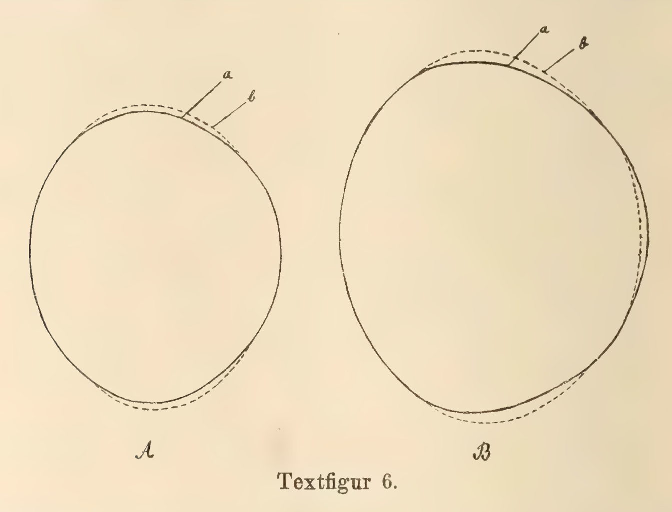
Textfigur 5.
rei Amphibienlinsen in seitlicher Ansicht. *A* Salamandra maculosa, *B* Rana fusca, *C* Hyla arborea. Bulbi in toto mit FLEMMING'scher Flüssigkeit fixirt.

größeren Krümmungsradius, als die hintere. Dieser Unterschied ist bei den Anuren bedeutender als bei den Urodelen. Ich habe in obenstehender Figur je eine Linse von Salamandra maculosa, Rana fusca und Hyla arborea bei gleicher Vergrößerung in reiner Seitenansicht gezeichnet. Man bemerkt, dass die Linse von Rana der von Hyla

[1] OTTO BECKER, Zur Anatomie der gesunden und kranken Linse. Wiesbaden 1883.

viel ähnlicher sieht, als der des Salamanders. — Der Äquator ist überall deutlich markirt, deutlicher allerdings bei den Anuren als bei den Urodelen, und zwar in Folge der stärkeren Verschiedenheit der beiden Flächen.

Übrigens ist die Form, welche die Linsen bei der Härtung annehmen, nicht immer dieselbe. Sie ist nicht bloß von der Art der Fixirungsflüssigkeit, sondern auch von der Art ihrer Anwendung abhängig. Die drei Linsen der Fig. 5 wurden in der Weise gewonnen, dass die Bulbi, nachdem sie ganz rein präparirt waren, in toto auf 24 Stunden in FLEMMING'sche Flüssigkeit gelegt wurden. Wenn man dagegen die Bulbi, um sie leichter anschneiden zu können, als dies im frischen Zustande möglich ist, zunächst nur auf kurze Zeit, höchstens auf eine halbe Stunde, in FLEMMING'sche Flüssigkeit bringt, dann im Äquator durchschneidet und nun die vordere Bulbushälfte



Textfigur 6.

mit der Linse auf weitere 24 Stunden in die erwähnte Flüssigkeit legt, so werden die Linsen viel flacher.

Ich habe in Textfig. 6 bei *A* zwei Linsen von Salamandra maculosa und bei *B* zwei Linsen von Rana fusca über einander gezeichnet. Die Linsen *a* waren in der zuerst erwähnten Weise fixirt, die Linsen *b* in der zuletzt erwähnten. Vielleicht gehen die verschiedenen Formen verschiedenen Accommodationszuständen parallel.

Wieder anders sehen die Linsen aus, wenn man sie mit einer Sublimatmischung (Sublimat-Platinchlorid oder Sublimat-Pikrinsäure) fixirt. Man darf daher nicht erwarten, dass Messungen, welche man an in verschiedener Weise fixirten Linsen anstellt, übereinstimmende

Resultate geben. Aber auch bei gleicher Art der Fixirung begegnet man zuweilen Differenzen, für die man nicht immer den Grund anzugeben vermag. Wenn ich im Folgenden die Resultate einiger Messungen mittheile, so geschieht dies daher mit aller nur möglichen Reserve.

Zunächst theile ich solche Maße mit, die von Linsen abgenommen wurden, die in einer Sublimatlösung gelegen hatten. Die Fixirung war in der Weise erfolgt, dass etwa eine halbe Stunde nach der Einwirkung der Flüssigkeit der Bulbus im Äquator durchschnitten und dann die vordere Bulbushälfte mit der Linse noch ungefähr 24 Stunden in der Flüssigkeit belassen wurde. Bei dieser Art der Fixirung wurden die Linsen viel flacher als bei der Fixirung mit Flemming-scher Flüssigkeit. Die Maße sind folgende:

	Achse in mm	Äqu.-Dchm. in mm
Axolotl, 10,2 cm langes Exemplar. Pikr.-Subl.	0,88	0,92
Axolotl, 25,5 cm langes Exemplar. Pikr.-Subl.	1,40	1,68
Triton cristatus, 6,3 cm lange Larve, ohne Schwanzfaden gemessen, in Platinchlorid fixirt	0,82	0,84
Triton cristatus, erwachsenes Exemplar. Pikr.-Subl.	1,12	1,36
Salamandra macul., 4,9 cm lange Larve. Pikr.-Subl.	0,598	0,65
Salamandra macul., erwachs. Exemplar. Pikr.-Subl.	2,32	2,84
Salamandra macul., zweites Exemplar. Pikr.-Subl. .	2,12	2,72
Salamandra macul., drittes Exemplar. Pikr.-Subl. .	2,20	2,72
Rana fusca, erwachsenes Exemplar. Plat.-Subl. . . .	3,16	4,20
Hyla arborea, erwachsenes Exemplar. Pikr.-Subl. .	2,04	2,72
Hyla arborea, zweites Exemplar. Pikr.-Subl.	2,00	2,72
Bufo variabilis, erwachsenes Exemplar. Plat.-Subl. .	2,52	3,64

Ich habe nun aus diesen Zahlen nach der Proportion:

$$\text{Achse : Äqu. Durchm.} = 1 : x$$

die Indices berechnet. Der Index x giebt also an, wie weit sich die Form einer Linse von der Kugelform entfernt. Die Indices lauten:

Siredon pisciformis, kleines Exemplar $x = 1{,}045$
Siredon pisciformis, großes Exemplar $x = 1{,}20$
Triton cristatus, Larve . . . . $x = 1{,}024$
Triton cristatus, erwachsen. . . . . . $x = 1{,}214$
Salamandra maculosa, Larve. . . . . $x = 1{,}087$
Salamandra maculosa, erwachsen . . $x = 1{,}224$ (bezw. 1,236 u. 1,273)

Rana fusca, erwachsen . . . . $x = 1{,}329$
Hyla arborea, erwachsen . . . . $x = 1{,}333$ (bezw. 1,360)
Bufo variabilis, erwachsen . . . . . . $x = 1{,}444$.

Man könnte sich versucht fühlen, aus diesen Zahlen den Schluss zu ziehen, dass die Urodelen einen kleineren Linsenindex haben, als die Anuren, ein Schluss, dem ja bis zu einem gewissen Grade vielleicht die Berechtigung nicht abgesprochen werden kann. Dabei erscheint es auffallend, dass unter den Urodelen der Axolotl den kleinsten Index hat, dass dann Triton folgt und zuletzt der Salamander. Vielleicht entfernt sich also die Linse um so mehr von der Kugelform, je vollständiger die Thiere das Wasserleben aufgeben und sich dem Luftleben zuwenden.

Mit Sicherheit dagegen darf man, wie ich glaube, sagen, dass junge Thiere und Larven einen kleineren Index haben, als erwachsene, dass also die Linse im Laufe der individuellen Entwicklung sich mehr und mehr von der Kugelform entfernt. Eben so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die relative Größe der Linse, sowie überhaupt des ganzen Auges, d. h. die Größe im Verhältnis zur Größe des ganzen Körpers, so weit sich diese ohne genauere Messung abschätzen lässt, vom Axolotl bis zu den Anuren stetig zunimmt. Der große, mehr als 25 cm lange Axolotl hatte eine kleinere Linse und einen kleineren Bulbus als die kleine Hyla; ja auch der Salamander besitzt eine Linse, die kaum größer ist als die des Laubfrosches, obwohl sein Körpervolum mindestens doppelt so groß ist. Aus diesen und ähnlichen Thatsachen dürfen wir wohl den Schluss ziehen, dass das Sehvermögen der Anuren auf einer viel höheren Stufe steht, als das der Urodelen.

Um indessen zu zeigen, wie verschieden die Zahlen je nach der Art der Fixirung ausfallen, will ich noch ein paar Messungsergebnisse mittheilen, welche ich nach Fixirung mit Flemming'scher Flüssigkeit erhalten habe. Zunächst habe ich eine größere Anzahl von Bulbi von Salamandra maculosa, Rana fusca und Hyla arborea in toto mit Flemming'scher Flüssigkeit fixirt und die Linse nach ungefähr 24 Stunden herausgenommen. Es ergaben sich dabei folgende Maße:

	Achse	Äqu.-Durchm.	Index
Salamandra maculosa *a*	2,42	2,75	1,13
Salamandra maculosa *b*	2,43	2,76	1,13
Salamandra maculosa *c*	2,51	2,88	1,14

	Achse	Äqu.-Durchm.	Index
Salamandra maculosa *d*	2,53	2,87	1,13
Salamandra maculosa *e*	2,64	3,00	1,13
Rana fusca . . . . . . *a*	3,00	3,61	1,20
Rana fusca . . . . . . *b*	3,02	3,48	1,15
Rana fusca . . . . . . *c*	3,16	3,64	1,15
Rana fusca . . . . . . *d*	3,20	3,56	1,11
Hyla arborea . . . . . *a*	2,20	2,79	1,26
Hyla arborea . . . . . *b*	2,41	2,68	1,11
Hyla arborea . . . , . *c*	2,44	2,80	1,14

Man erhält also bei dieser Art der Fixirung durchwegs viel niedrigere Indices, als in den früher angeführten Fällen. Auffallend sind die großen Differenzen, die man zuweilen an den Linsen einer und derselben Species erhält. Im Allgemeinen zeigen aber auch hier die Anuren höhere Indices als die Urodelen. Freilich ergiebt eine andere Art der Anwendung der Flemming'schen Flüssigkeit wieder andere Zahlen und erheblich höhere Indices. Wenn man nämlich diese Flüssigkeit zunächst nur kurze Zeit, höchstens eine halbe Stunde, einwirken lässt, so wird die Linsenachse kürzer, der Index also höher. Dies mag aus folgenden Zahlen hervorgehen:

	Achse	Äqu.-Durchm.	Index
Salamandra maculosa *a*	2,50	3,12	1,24
Salamandra maculosa *b*	2,55	3,18	1,24
Rana fusca . . . . . . *a*	3,12	3,92	1,25
Rana fusca . . . . . . *b*	3,16	3,88	1,22

Die Form, welche die Linse bei dieser Art der Fixirung annimmt, scheint am besten der Form zu entsprechen, welche die frische, aus ihrer Umgebung befreite und sich selbst überlassene Linse annimmt. Ich habe von frischen, in physiologischer Kochsalzlösung untersuchten Salamander- und Froschlinsen folgende Maße abgenommen und folgende Indices berechnet:

Bei einer Salamanderlinse fand ich eine Achse von 2,70 mm und einen Äquatorialdurchmesser von 3,35 mm, woraus sich ein Index von 1,24 mm ergiebt; von einer zweiten Linse, deren Maße ich nicht notirt habe, habe ich denselben Index berechnet und von einer dritten einen Index von 1,20 mm. Bei Rana fusca haben die Messungen ergeben:

	Achse	Äqu.-Durchm.	Index
a	3,46	4,00	1,156
b	3,24	4,00	1,233
c	3,24	4,00	1,233
d	3,13	3,78	1,206
e	3,02	3,75	1,241

Die Linsen *b* und *c*, sowie *d* und *e* stammten von je einem Frosch. Bei einer sechsten Linse haben die Maße, die ich nicht notirt habe, einen Index von 1,21 mm ergeben. — Man begegnet also nicht bloß ziemlich erheblichen individuellen Unterschieden, sondern auch Unterschieden zwischen rechts und links. Dadurch wird es natürlich sehr erschwert, etwas Sicheres über die normale oder gewöhnliche Form der Linse auszusagen. Um in dieser Hinsicht zu einem bestimmteren Resultate zu kommen, würde es sich empfehlen, eine sehr viel größere Zahl von Messungen auszuführen und aus denselben ein Mittel zu ziehen. Dabei müssten selbstverständlich auch die Formveränderungen bei der Accommodation beachtet werden. —

Wie schon lange bekannt, besitzt die Amphibienlinse vorn und hinten eine kurze lineare Naht. Wie bei den Selachiern steht die hintere Naht horizontal, die vordere vertikal. In den Fällen, in denen die Nähte so deutlich waren, dass ich sie messen konnte, betrug ihre Länge ungefähr den vierten Theil des Äquatorialdurchmessers; sie sind also relativ kürzer, als bei den Selachiern. Manchmal sind sie sehr schwer oder selbst gar nicht sichtbar; aber auch in diesen Fällen lässt sich ihre Existenz aus der Spaltrichtung der Linse mit Sicherheit erschließen. Nur bei Triton habe ich sie, mit Ausnahme eines einzigen Falles, stets vermisst, und zwar sowohl bei der Larve, wie beim erwachsenen Thiere; hier lässt sich auch aus dem Faserverlauf schließen, dass eine Naht fehlt.

Wie bei den Selachiern, haben auch bei den Amphibien die Linsen die Neigung, bei der Härtung zu bersten, und auch hier geschieht dies leichter hinten als vorn; offenbar aus den gleichen Gründen. —

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen will ich auch hier wieder der Reihe nach die drei Bestandtheile der Linse: Epithel, Linsenfasern und Kapsel besprechen.

Das Epithel überzieht bei jungen Larven nicht bloß die ganze vordere, sondern auch den größten Theil der hinteren Fläche. Allmählich zieht es sich aber von der hinteren Fläche zurück, und beim erwachsenen Thier hört es stets am Äquator auf. Es ist bei den

Larven überall von der gleichen Dicke und die Zellkerne liegen in ungefähr gleichen Abständen neben einander; die Zellareale sind also von ungefähr gleicher Größe. Ganz anders ist dies bei den erwachsenen Thieren. Hier ist das Epithel stets in der Mitte der Vorderfläche viel dünner, und seine Kerne liegen hier viel weiter aus einander als am Äquator.

Obwohl sich hierin alle untersuchten Amphibien im Wesentlichen gleich verhalten, so stehen doch in Beziehung auf die Ausbildung dieser Eigenthümlicheiten die Anuren sehr viel höher als die Urodelen. Anuren und Urodelen bilden in dieser Hinsicht zwei scharf charakterisirte Gruppen, und die Unterschiede sind so beträchtlich, dass man durch sie in den Stand gesetzt ist, einen Meridionalschnitt durch die Linse eines Anuren sofort und mit Sicherheit von einem Meridionalschnitt durch die Linse eines Urodelen zu unterscheiden. Bei den Urodelen ist die Differenz in der Höhe der Zellen des vorderen Linsenpoles und des Äquators sehr viel geringer als bei den Anuren, und außerdem sind noch, wie weiter unten gezeigt werden wird, die Linsenfasern am Äquator in beiden Gruppen verschieden gekrümmt.

Aber auch die Repräsentanten der beiden Gruppen sind unter einander wieder verschieden. Unter den Urodelen ist die Differenz in der Höhe der Zellen beim Axolotl am geringsten, indem die Zellen am Äquator nur höchstens um ein Drittel höher sind als in der Nähe des vorderen Poles. Die größte Differenz zeigt unter den Urodelen der Salamander, indem die Zellen am Äquator ungefähr dreimal so hoch sind als am vorderen Linsenpol (vgl. die Figg. 11 *a* und 11 *b*, Taf. XXXI). Unter den Anuren zeigt Hyla die geringste Differenz; immerhin sind aber auch hier die Zellen am Äquator $4^1/_2$mal so hoch, als in der Mitte der Vorderfläche. Viel größer ist die Differenz bei Rana und Bufo, die hierin ungefähr auf gleicher Stufe stehen; die Zellen am Äquator sind hier sechs- bis achtmal so hoch, als am vorderen Linsenpol (vgl. Figg. 13 *a* und 13 *b*, Taf. XXXI). Ich gebe unten die genauen Maße[1] und gehe nun zur Beschreibung der Details über.

Ich bespreche zunächst das Linsenepithel des Salamanders,

---

[1]

	Epitheldicke am Pol u.	am Äqu.		Epitheldicke am Pol u.	am Äqu.
Siredon pisciformis	0,0068	0,0099	Rana esculenta	0,0036	0,025
Triton cristatus	0,0099	0,0166	Hyla arborea	0,0025	0,01162
Salamandra maculosa	0,0066	0,018	Bufo variabilis	0,0033	0,023
Rana fusca	0,0033	0,020			

bemerke jedoch, dass sich wesentlich eben so Triton und Siredon verhalten. Die Zellen lassen an der ganzen Vorderfläche keine besondere Regelmäßigkeit der Anordnung erkennen. Am Äquator stehen sie viel dichter als sonst, und in der Nähe der Epithelgrenze ordnen sie sich ganz so, wie bei den Selachiern, zu überaus regelmäßigen meridionalen Reihen an, die wegen der Größe der Zellen schon bei ganz schwacher Vergrößerung sehr leicht zu sehen sind (Fig. 3, Taf. XXXI). Jede Reihe besteht aus ungefähr zwölf Zellen; am Ende derselben erfolgt die Umbildung in Linsenfasern. Zellgrenzen sind an diesen meridionalen Reihen nicht zu sehen, und zwar, wie die Schnitte durch den Äquator lehren (Fig. 11 *a*, Taf. XXXI), desshalb nicht, weil die Zellen derart schief stehen, dass sie sich theilweise decken.

Die Zellkerne sind, wie es auch die Figuren zeigen (Figg. 3 und 11 *a*), in sehr auffallender Weise gelappt. In der Mitte der Vorderfläche war diese Lappung undeutlich oder fehlte vielleicht ganz; bald aber trat sie deutlich zu Tage und am Äquator und den meridionalen Reihen war sie so deutlich, wie sie auf den Figuren zu sehen ist. Das Präparat der Fig. 3 war mit Pikrinsäure-Sublimat, das der Fig. 11 mit Flemming'scher Flüssigkeit fixirt; es kann also wohl ausgeschlossen werden, dass die Lappung den Grund in der Art der Fixirung habe. Eine Andeutung einer Lappung war auch bei Triton am Äquator der Linse zu sehen.

Das Linsenepithel der Anuren unterscheidet sich in erster Linie von dem der Urodelen durch die viel geringere Größe der Zellen. Es ist dies nur eine Theilerscheinung der allgemein bekannten Thatsache, dass die Gewebselemente der Anuren viel kleiner sind, als die der Urodelen. Wie groß dieser Unterschied am Linsenepithel ist, ist aus einem Vergleich der Figg. 3 und 4, Taf. XXXI, ohne Weiteres zu entnehmen. Die erste stellt, wie gesagt, ein Stück des Linsenepithels von Salamandra maculosa, die zweite ein eben so großes Stück von Rana esculenta dar; beide Figuren sind bei der gleichen Vergrößerung (260fach) gezeichnet. Die Zellgrenzen sind bei Rana esculenta ungemein scharf und in der Nähe des vorderen Linsenpoles und in dessen Umgebung bemerkt man in den Kittlinien eigenthümliche, mit Boraxkarmin sehr intensiv tingirte Krümel oder Gerinnsel. Ähnliche Krümel, nur in viel größerer Menge, liegen unterhalb des Linsenepithels, vor Allem in der Nähe des Äquators.

Die Zellen stehen am Äquator außerordentlich dicht, die Zellareale erscheinen also in der Flächenansicht sehr klein. Trotzdem

ist das Volum dieser Zellen zweifellos sehr viel größer, als das der ganz flachen Zellen des vorderen Linsenpoles (vgl. Figg. 13*a* und 13*b*, Taf. XXXI). Diese dichtgedrängten Zellen des Äquators führen schließlich zu den meridionalen Reihen, die sich bei den Anuren eben so, wie bei den Urodelen, nur in sehr viel größerer Zahl, finden. Am Anfang der meridionalen Reihen sind die Zellgrenzen noch erkennbar, später werden sie undeutlich und endlich schwinden sie ganz. An dem abgebildeten Stück des Linsenepithels des Frosches habe ich in jeder meridionalen Reihe nur etwa fünf bis sechs Zellen gezeichnet; an anderen Stellen des Präparates war die Zahl größer und ich bin überzeugt, dass sie mindestens eben so groß ist, wie beim Salamander und Triton. Am Ende der meridionalen Reihen erfolgt wieder die Umbildung der Epithelzellen zu Linsenfasern.

Meridionalschnitte zeigen, dass sich ganz ähnlich, wie bei den Urodelen, die Zellen an der Epithelgrenze dachziegelförmig über einander legen. Bei Bufo sind dabei die Zellgrenzen eigenthümlich wellenförmig gebogen (Fig. 13*a*). Zuweilen tritt, wie auch an dem abgebildeten Schnitt, eine Zelle an der Epitelgrenze etwas aus der Reihe ihrer Genossen heraus; irgend eine Bedeutung kommt diesem Verhalten nicht zu.

Die Zahl der meridionalen Reihen ist Anfangs eine geringe; sie nimmt aber im Lauf der Entwicklung rasch zu und es war mir nun von Interesse, zu erfahren, wie diese Zunahme erfolgt und wie überhaupt das Linsenepithel wächst. Zu diesem Zweck habe ich eine größere Zahl von Linsen von Triton cristatus untersucht. Die Linsen stammten von Larven von 4—6 cm Länge, die in reiner Platinchloridlösung fixirt waren. Die Fixirung war so vortrefflich gelungen, dass ich dieses Material seit Jahren benutze, um die Erscheinungen der Zelltheilung zu demonstriren. Die Linsen wurden mit Delafield'schem Hämatoxylin gefärbt, dann langsam in Glycerin aufgehellt und nun in toto untersucht. Sie waren noch nahezu kugelig und das Epithel erstreckte sich noch weit über den Äquator auf die Hinterfläche. Ich habe in Fig. 5 (Taf. XXXI) ein Stück einer solchen Linse bei schwacher Vergrößerung gezeichnet. Die Linse ist so gedreht, dass der vordere Pol etwas unter die Ebene der Tafel fällt. Bei *ir* ist noch ein Rest des Irispigments zurückgeblieben. In den Umriss der Linse ist ein Stück des Epithels mit einer Anzahl von meridionalen Reihen eingetragen. Man sieht, was für einen wichtigen und wesentlichen Antheil die meridionalen Reihen an dem Aufbau der Linse nehmen. Abgesehen

von diesen Reihen lässt das Epithel keine bestimmte Ordnung erkennen. Damit soll aber keineswegs gesagt sein, dass eine solche Ordnung nicht existirt. Im Gegentheil, ich bin überzeugt, dass jede Zelle ihre gesetzmäßige Lage hat; wenn man eine Linse so dreht, dass der vordere Pol direkt nach oben sieht, so gewinnt man in der That den Eindruck, dass auch hier der Anordnung der Zellen ein bestimmtes Gesetz zu Grunde liegt.

Ich habe nun zunächst nach Theilungsfiguren gesucht. Dabei ist es mir aufgefallen, dass unter zwölf Linsen nicht eine einzige eine Theilungsfigur in einer meridionalen Reihe zeigte, obwohl doch sonst die Theilungsfiguren sehr zahlreich waren. Daraus geht hervor, dass sich die Zellen nicht mehr theilen, sobald sie einmal in die meridionalen Reihen eingerückt sind. Die Theilungsfiguren sind auch sonst nicht überall gleich häufig. Am häufigsten sind sie in dem Gürtel zwischen Zonulaansatz oder, richtiger, Irisrest, und Anfang der meridionalen Reihen. Gewöhnlich sind sie so gestellt, dass die Theilungsachse den betreffenden Meridian im rechten oder spitzen Winkel schneidet (vgl. die Figg. 5, 6 und 7, Taf. XXXI). Nur selten stößt man auf Figuren, deren Achse meridional gestellt ist.

Über die Häufigkeit der Theilungsfiguren mögen folgende Zahlen Aufschluss geben. An einer Linse zählte ich zwischen Irisrest und meridionalen Reihen 15, vor dem Irisrest 12; an einer zweiten dort 14, hier 8 Theilungsfiguren. Im ersten Fall standen von den 15 Theilungsfiguren der Äquatorialzone 10 schief und 3 senkrecht auf dem betreffenden Meridian; bei zweien war die Stellung nicht zu bestimmen. Im zweiten Fall standen von den 14 Theilungsfiguren der Äquatorialzone 11 schief, bei dreien war die Stellung nicht zu bestimmen. In toto waren also im ersten Fall 27, im zweiten 22 Theilungsfiguren vorhanden; gewiss genug, um das Wachsthum der Linse befriedigend zu erklären.

Die Vermehrung der meridionalen Reihen hat also nicht in diesen selbst den Grund, d. h. sie kommt nicht dadurch zu Stande, dass sich ab und zu eine Zelle einer solchen Reihe quer zum Meridian theilt, sondern sie hat zunächst in den Theilungen und Verschiebungen den Grund, welche in der Zone zwischen Irisrest und Anfang der meridionalen Reihen stattfinden. Aus dieser Zone schieben sich die meridionalen Reihen vor. Dabei kann nun aber Verschiedenes geschehen. Entweder, es schiebt sich zwischen zwei bestehende Reihen eine neue ein, wie dies in den in Figg. 5 und 7 abgebildeten Fällen zu sehen ist, oder aber es treten an die Stelle

einer bereits bestehenden Reihe zwei neue, so dass dann eine Reihe gegen die Äquatorialzone zu sich spaltet oder, was dasselbe ist, zwei Reihen sich gegen den Epithelrand zu einer einzigen verbinden, wie dies der Fall der Fig. 8 zeigt. Beide Fälle müssen eine Vermehrung der meridionalen Reihen zur Folge haben und damit zugleich einen Einfluss auf den inneren Bau der Linse nehmen. Außerordentlich viel seltener kommt es vor, dass eine Reihe sich gegen die Epithelgrenze spaltet, dass also zwei getrennte Reihen gegen die Äquatorialzone zu sich verbinden, wie dies die Fig. 6 zeigt. Es muss dies nothwendig eine Verminderung der meridionalen Reihen zur Folge haben. Dabei können wieder allerlei Unregelmäßigkeiten vorkommen, wie eine solche auch auf der erwähnten Figur zu sehen ist; hier sieht man nämlich an der Stelle, wo sich die beiden Reihen nach vorn zu einer einfachen verbinden, zunächst einen durch seine Größe ausgezeichneten Kern, darauf folgen zwei kleinere Kerne, die so gestellt sind, dass dadurch wieder für einen Augenblick eine Spaltung der nunmehr einfachen Reihe resultirt; nach links folgt aber dann wieder eine einfache Reihe von Kernen, oder, mit anderen Worten, die Spaltung, die eben eingeleitet schien, hat sofort wieder einer Vereinigung Platz gemacht.

Durch alle diese Unregelmäßigkeiten im Einzelnen wird aber das Gesammtbild so wenig gestört, dass man dieselben, wenn man nicht speciell seine Aufmerksamkeit auf sie richtet, leicht ganz übersehen kann. Wie wenig das Gesammtbild eine Beeinträchtigung erfährt, mag aus der Fig. 5 hervorgehen, die, wie erwähnt, eine derartige Unregelmäßigkeit zur Anschauung bringt.

Wie bei den Selachiern, wird auch bei den Amphibien die regelmäßige Anordnung der Zellen an der Epithelgrenze eine eben solche Regelmäßigkeit in der Anordnung der Linsenfasern zur Folge haben. Bevor ich aber darauf eingehe, will ich noch die Art der Umbildung der Epithelzellen zu Linsenfasern besprechen.

Obgleich diese bei allen Amphibien in wesentlich der gleichen Weise erfolgt, zeigen sich doch in den beiden Hauptgruppen derselben so namhafte Differenzen im Detail, dass es nicht gut angeht, beide gleichzeitig in Betracht zu ziehen. Am einfachsten geht die Umbildung bei den Urodelen vor sich. Hier wachsen die Zellen an ihrem unteren Ende in einen bandförmigen Fortsatz aus, der sich unter dem Epithel eine Strecke weit nach vorn schiebt (Fig. 11*a*). Der Fortsatz der nächstfolgenden Zelle ist etwas länger und schiebt sich weiter nach vorn, als der vorige. Und so geht es eine Zeit

lang weiter, bis dann die Zellen auch an ihrer Außenseite bandförmig auszuwachsen beginnen. Bei den Anuren wachsen die Epithelzellen zwar gleichfalls in bandartige Fortsätze aus; dies erfolgt aber zunächst mehr an ihrem äußeren, der Kapsel zugewendeten Ende (vgl. Fig. 13*a*, welche diesen Process von der Kröte zeigt). Alsbald wächst aber auch hier die Zelle an dem entgegengesetzten Ende in die Länge und die beiden Enden gehen in kolben- oder kegelförmige Anschwellungen über, von denen die hintere direkt an die Kapsel, die vordere an die Unterfläche des Linsenepithels stößt.

Die Länge der Fasern nimmt also vom Epithelrande an zu; aber diese Zunahme ist keine unbegrenzte; sie hört auf, sowie die Fasern mit ihren Enden die beiden Linsennähte erreicht haben. Bei der Kröte dürfte es ungefähr die fünfzigste oder sechzigste Faser, vom Epithelrand an gerechnet, sein, welche bis an beide Linsennähte reicht. Damit ist aber nicht bloß das Längen-, sondern auch das Dickenwachsthum der Fasern beendigt.

Die Krümmung der jungen Linsenfasern ist bei den Anuren eine sehr eigenthümliche. Wie die Figg. 12 und 13*a* erkennen lassen, sind die Fasern, welche auf den Epithelrand folgen, deutlich **S**-förmig gebogen, und zwar so, dass die vordere Krümmung ihre Konkavität nach außen, die hintere ihre Konkavität nach innen kehrt. Von einer solchen **S**-förmigen Krümmung ist bei den von mir untersuchten Urodelen nichts zu sehen.

Auch die Kernzone verhält sich in beiden Hauptgruppen der Amphibien verschieden. Bei den Urodelen zieht sie von der Epithelgrenze zunächst eine Strecke weit nach hinten und biegt dann nach vorn und unten um, indem sich gleichzeitig die Kerne sehr häufen. Bei den Anuren (vgl. Fig. 12) erscheint sie auf Meridionalschnitten deutlich **S**-förmig gebogen, zeigt also eine Ähnlichkeit mit der der Selachier, die auch noch dadurch zum Ausdrucke kommt, dass in beiden Klassen die Kerne in der letzten Strecke gehäuft sind. Diese letzte Strecke reicht etwas über den Äquator nach vorn und liegt in einiger Entfernung unter dem hohen Cylinderepithel der Äquatorialzone. —

Seit der Entdeckung der Kernzone durch HERMANN MEYER[1] sind die Veränderungen, welche die Kerne erfahren, oft und z. Th. recht eingehend untersucht worden. Ich werde an geeigneter Stelle

[1] HERMANN MEYER, Beitrag zu der Streitfrage über die Entstehung der Linsenfasern. Briefliche Mittheilung an JOHANNES MÜLLER. Archiv für Anat., Physiol. u. wiss. Medicin. 1851. p. 202.

auf die wichtigsten dieser Beobachtungen noch zurückkommen. Hier möchte ich nur ein paar Worte über das sagen, was ich am Axolotl und Salamander in dieser Hinsicht gesehen habe. Ich muss aber ausdrücklich bemerken, dass ich nicht der Ansicht bin, mit dem Wenigen, was ich zu sagen habe, den Gegenstand auch nur zu einem vorläufigen Abschlusse bringen zu können; vielleicht wird aber durch meine Darstellung die Aufmerksamkeit aufs Neue auf diesen für Zellfragen so wichtigen Gegenstand gelenkt. — Das allgemeinste, zugleich aber auch interessanteste Resultat ist wohl das, dass die Kerne schwinden, sobald das Wachsthum der Fasern zum Abschluss gekommen ist; dies ist aber der Fall, sobald die Fasern mit ihren Enden die Linsennähte erreicht haben. Der Kernschwund erfolgt sehr rasch, was daraus zu entnehmen ist, dass die Veränderungen, welche zu diesem Schwunde führen, nur an einer verhältnismäßig beschränkten Zahl von Kernen wahrzunehmen sind. Da kaum daran zu zweifeln ist, dass die jungen Linsenfasern neben dem Kern auch ein Centrosoma besitzen, so erhebt sich die weitere Frage, ob auch das Centrosoma nach Abschluss des Wachsthums der Fasern schwindet und ob dasselbe früher oder später als der Kern zu Grunde geht. Jedenfalls ist es von Interesse, dass das Schwinden des Kerns zeitlich mit dem Abschluss des Wachsthums zusammenfällt. Man ist dadurch versucht, beide Erscheinungen in einem Causalnexus zu denken und sich vorzustellen, dass das Wachsthum nur so lange stattfinden kann, als ein Kern vorhanden ist, und dass es aufhören muss, wenn der Kern schwindet. Jedenfalls ist es auffallend, dass auch sonst gleichzeitig mit dem Schwunde des Kerns das Wachsthum der Zelle zum Stillstande kommt. Man braucht sich nur an die Verhornung der Epithelzellen, an die Bildung der rothen Blutkörperchen der Säugethiere und dergleichen mehr zu erinnern.

Die Linsen, an denen ich die Erscheinungen des Kernschwundes untersuchte, waren theils mit Pikrinsäure-Sublimat, theils mit FLEMMING'scher Flüssigkeit fixirt und dann mit alkoholischem Boraxkarmin nach GRENACHER gefärbt. Fig. 10 Taf. XXXI führt eine Reihe von Bildern des Kernschwundes vor Augen, wie man sie beim Axolotl erhält. Die Kerne der jungen und jüngsten Fasern sind kaum wesentlich von den Zellkernen an der Epithelgrenze verschieden (*a*); dann folgen in einer gewissen Tiefe Kerne, die in eigenthümlicher Weise verschrumpft sind und sich mit Boraxkarmin sehr intensiv färben (*b*). Auf diese folgen Kerne, welche fast den Eindruck machen, als wären sie etwas aufgebläht, und deren chro-

matisches Gerüst zugleich stark reducirt ist (*c*); so weit es aber erhalten ist, färbt es sich sehr intensiv. Die gröberen chromatischen Massen finden sich an der Oberfläche des Kerns, während im Binnenraum nur wenig gefärbte Körner oder Balken zu sehen sind. Das Merkwürdigste ist aber, dass jetzt auch außerhalb des Kerns, neben ihm, im Zellleib chromatische Substanz aufgetreten ist. Es gewinnt dadurch den Anschein, als wäre die chromatische Substanz aus den Kernen in den Zellleib übergetreten; jedoch bleiben die Kerne dabei stets scharf kontourirt. Zwischen diesen Kernen mit reducirtem chromatischem Gerüst findet man von Stelle zu Stelle noch solche, welche eine große Menge chromatischer Körner enthalten und dabei mehr abgerundet sind (*d*). Nun werden die Kerne immer kleiner, sie schrumpfen sichtlich zusammen, während sich gleichzeitig mehr Protoplasma um sie anhäuft (*e*). Die Körner und Balken, welche im Protoplasma liegen, nehmen jetzt keine Farbe mehr an. Auf Äquatorialschnitten sehen die Kerne wie intensiv rothe Ringe aus, die um so kleiner werden, je tiefer sie liegen. — Endlich ist auch die letzte Spur der Kerne geschwunden und die Fasern zeigen nur mehr an der Stelle, wo sie gelegen hatten, eine spindelförmige Anschwellung mit körnigen oder fädigen Einlagerungen, die sich mit Boraxkarmin nicht mehr färben (*f*). In noch größerer Tiefe ist auch von diesen Anschwellungen nichts mehr wahrzunehmen. — Bei unserer Unwissenheit über die funktionelle Bedeutung der einzelnen Bestandtheile des Zellkerns ist es nicht gerathen, irgend eine Vermuthung über die Bedeutung der geschilderten Bilder auszusprechen. —

Die Linse der Amphibien besitzt eben so wenig, wie die der Selachier, einen geschichteten Bau; vielmehr ist auch hier die Hauptmasse der Fasern zu radiären Lamellen verbunden. Der Grund davon liegt, wie bei den Selachiern, in der Anordnung der Zellen an der Grenze des Linsenepithels. Hier finden sich die erwähnten meridionalen Reihen und ganz so, wie bei den Selachiern, geht auch bei den Amphibien am Ende dieser Reihen die Bildung der Linsenfasern vor sich. Es muss sich also jede neugebildete Faser genau über die vorhergehende hinüberlegen; und, indem sich dies hundert- und tausendmal wiederholt, kommt es zur Bildung der radiären Lamellen.

Die beste Übersicht über den Aufbau der Amphibienlinse giebt ein Äquatorialschnitt durch die Linse einer älteren Tritonlarve, wie ein solcher auf Taf. XXXI, Fig. 9 abgebildet ist. Wie es kam, dass diese Linse nicht brüchig war, sondern sich so vortrefflich schneiden ließ, kann ich nicht sagen. Die Larven waren in Platinchlorid-

lösung fixirt und hatten dann mehrere Jahre in starkem Alkohol gelegen.

Im Centrum einer solchen Linse sieht man die Querschnitte jener Fasern (*cf*), welche noch keine regelmäßige Anordnung besitzen. Dieser Kern der Linse ist verhältnismäßig klein, viel kleiner als bei den Selachiern, ein Umstand, der sich leicht daraus erklärt, dass bei den Amphibien die Ordnung der Zellen an der Epithelgrenze schon sehr frühzeitig beginnt. Eigentlich kann man diese centralen, auf dem Äquatorialschnitt gewöhnlich kreisförmig begrenzten Zellen kaum als Fasern bezeichnen. Sie scheinen auch sehr verschieden gestaltet zu sein.

Nach außen davon werden die Zellen platter und beginnen sich auch bald zu radiären Lamellen an einander zu legen. Wie bei den Selachiern setzen diese radiären Lamellen weitaus die Hauptmasse der Linse zusammen, und der Kern bildet, dem Volum nach, einen sehr unbedeutenden Bestandtheil derselben. Wir können demnach auch an der Amphibienlinse Centralfasern, Übergangsfasern und Haupt- oder Grundfasern unterscheiden. Außerdem wollen wir die jungen, S-förmig gekrümmten Fasern, die sich am Äquator der Anurenlinse finden und am Rande des Linsenepithels liegen, noch besonders als Randfasern bezeichnen. Sie unterscheiden sich nur in ihrer Krümmung, nicht auch in ihrer Anordnung von den Haupt- oder Grundfasern.

Die radiären Lamellen zeigen bei den Amphibien ein eigenartiges Verhalten, das uns in den Stand setzt, einen Äquatorialschnitt durch die Linse eines Amphibiums leicht von einem solchen durch die Linse eines Selachiers oder Knochenfisches zu unterscheiden. Die Lamellen theilen sich nämlich nach außen zu wiederholt und viel öfter als bei den Selachiern. Es hängt dies, wie mir scheint, vor Allem damit zusammen, dass die Bildung der meridionalen Reihen und damit der Radiärlamellen schon so früh beginnt. Aber auch Verbindungen der radiären Lamellen kommen, wenn sie auch ungleich seltener als Theilungen sind, doch viel häufiger vor, als bei den Selachiern. Auf diese Weise entsteht das auf Taf. XXXI, Fig. 9 gegebene Bild.

Auch bei den Amphibien zeigen die radiären Lamellen die Neigung, bei der Fixirung aus einander zu weichen, so dass zwischen ihnen Spalten entstehen, die zwei benachbarte Lamellen auf größere oder geringere Ausdehnung von einander trennen. Nur ganz ausnahmsweise kommt es einmal vor, dass Spalten entstehen, die mehr

oder weniger parallel der Oberfläche verlaufen, so dass eine Schichtung im althergebrachten Sinne vorgetäuscht wird.

Die Theilungen der Lamellen bringen es mit sich, dass ihre Zahl von innen nach außen wächst; sie ist also bei Larven und jungen Thieren kleiner, als bei älteren und erwachsenen, Eigenthümlichkeiten, die, wie wir gesehen haben, ganz eben so auch für die Selachier gelten.

Die Zahl der Lamellen ist individuell, namentlich aber nach den Species verschieden. Auch hierin stellen sich, wie in so vielen anderen Eigenthümlichkeiten die Urodelen in einen gewissen Gegensatz zu den Anuren. Bei den Urodelen ist die Zahl der Radiärlamellen durchwegs eine sehr viel geringere, als bei den Anuren; im Ganzen aber bleibt sie auch bei diesen weit hinter jener der Fische und speciell der Selachier zurück. — Ich gebe im Folgenden ein kurze Übersicht meiner Zählungen.

Zahl der Radiärlamellen:

Urodelen			
Triton crist.; ca. 6 cm lange Larve		60—70	
Triton crist.; erwachsen	*a*	99—100	im Mittel 100
Triton crist.; »	*b*	99—100	
Triton crist.; »	*c*	100	
Triton crist.; »	*d*	101	
Triton crist.; »	*e*	103	
Triton crist.; »	*f*	98	
Triton crist.; »	*g*	100	
Siredon pisciformis; 10,2 cm lang		111	
Siredon pisciformis; 18 cm lang		144	
Siredon pisciformis; 25,5 cm lang		154	
Salamandra macul.; erwachsen	*a*	216	im Mittel 221.
Salamandra macul.; »	*b*	222	
Salamandra macul.; »	*c*	224	

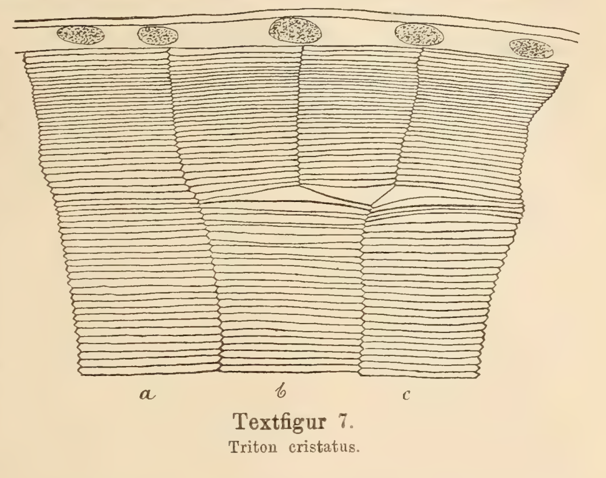
Anuren	
Hyla arborea	529
Bufo variabilis	591
Rana esculenta	705
Rana fusca	916

Die Zahl der Lamellen hängt natürlich von der Zahl der meridionalen Reihen ab, und wir dürfen daher annehmen, dass für diese Reihen dieselben Zahlen gelten, wie für die Lamellen.

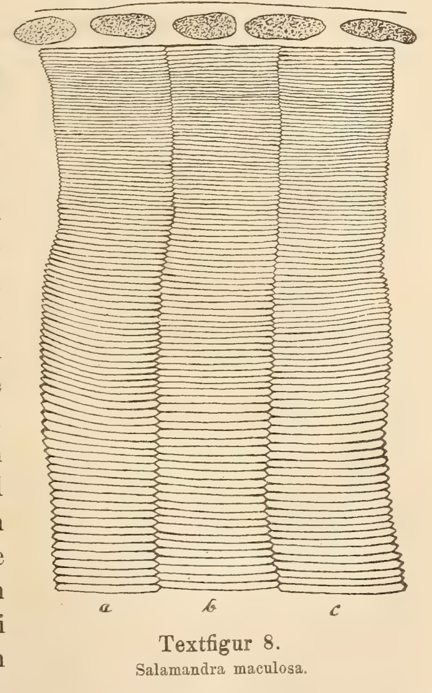
Viel geringer als zwischen den Individuen verschiedener Arten sind die Unterschiede zwischen den Individuen einer und derselben Art. Und bei einer und derselben Art sind die Unterschiede wieder um so größer, je größer die Lamellenzahl ist. So sind beim Triton die Variationen geringer, als beim Salamander, und vielleicht dürfen

wir erwarten, dass überhaupt mit der Zahl der Lamellen die Variationsbreite wächst.

Wie bei den Selachiern muss auch bei den Amphibien die Dicke der Lamellen und damit zugleich die Breite der Fasern von innen nach außen zunehmen. Die letztere hängt natürlich von zwei Faktoren ab: von der Größe der Linse und der Zahl der Lamellen. Kennt man den Äquatorialumfang einer Linse und die Zahl der Lamellen, so muss es natürlich auch gelingen, die Faserbreite zu berechnen; und eben so muss man die Lamellenzahl berechnen können, wenn man die Faserbreite und den Äquatorialumfang kennt. Indessen gestaltet sich die Rechnung in Wirklichkeit nicht so einfach, als es auf den ersten Blick scheint. Denn es sind dabei eine Menge von Kautelen zu beachten, die sich schwer überblicken und in Rechnung ziehen lassen. So muss man z. B. die Schrumpfung in Rechnung bringen, welche die Linse beim Übertragen aus Alkohol in Chloroform und dann weiter beim Einbetten in Paraffin erfährt; man muss die Zahl und Weite der Spalten in Rechnung bringen, die sich bei der Konservirung zwischen den Radiärlamellen bilden u. dgl. m.



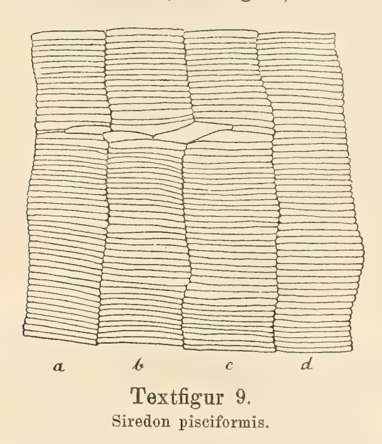
Textfigur 7.
Triton cristatus.



Textfigur 8.
Salamandra maculosa.

Schon die sehr beträchtlichen Unterschiede in der Zahl der

Lamellen — meine Tabelle weist Extreme von 98 und 916 auf — lassen eine große Verschiedenheit in der Breite der Fasern erwarten. Ich habe nun bei derselben Vergrößerung, bei der die Linsenfasern der Selachier auf Taf. XXIX gezeichnet sind (Apochrom. Ölimm. 1,40 mm), auch von den Amphibien kleine Stücke der Lamellen gezeichnet und hier neben einander gestellt. Die breitesten Fasern findet man bei Triton cristatus (Textfig. 7); nur um ein Geringes schmäler sind sie bei Salamandra maculosa (Textfig. 8), und wieder schmäler beim Axolotl (Textfig. 9). Aber auch diese übertreffen die breitesten Fasern, die sich bei Anuren finden, noch sehr erheblich. Am breitesten sind sie hier bei Hyla arborea (Textfigur 10), darauf folgt Bufo variabilis (Textfig. 11) und den Schluss macht Rana fusca (Textfig. 12). Ein Vergleich mit den Fasern der Selachier lehrt, dass auch die Fasern von Rana noch breiter sind, als die der meisten Selachier, wobei überdies nicht aus dem Auge gelassen werden darf, dass die meisten der untersuchten Selachierlinsen viel größer waren als die von Rana. — Was die Dicke der Fasern betrifft, so gilt wesentlich das von den Fasern der Selachier Gesagte. Es finden sich unmittelbar unter der Oberfläche sehr dünne Fasern, dann folgen allmählich dickere, bis dann von einer gewissen Tiefe an die Dicke wieder langsam abnimmt.



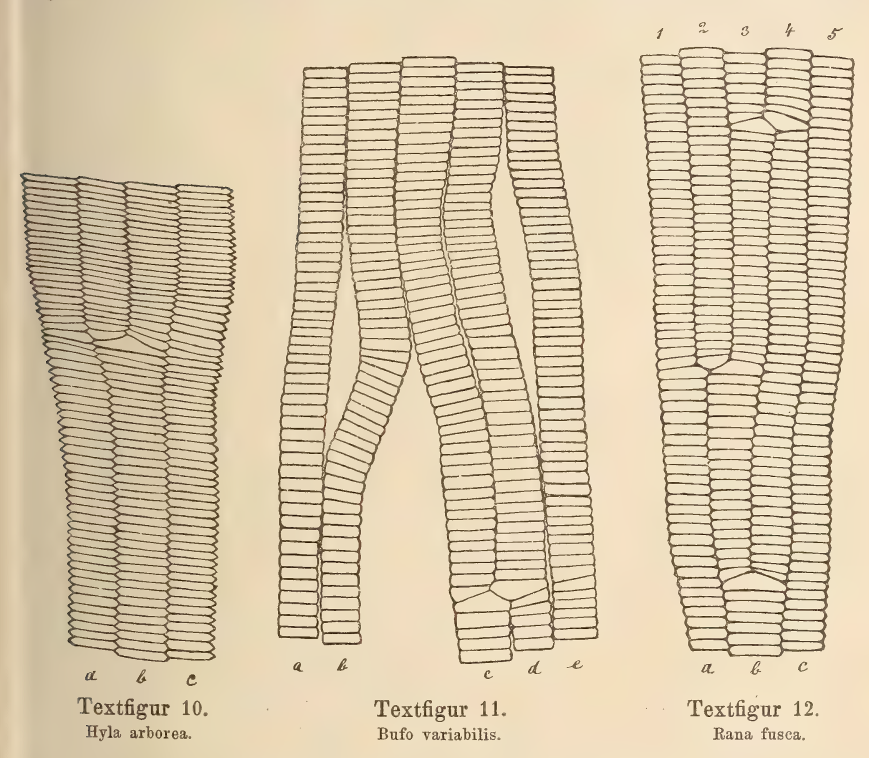
Textfigur 9.
Siredon pisciformis.

Die Breite der Fasern und damit die Dicke der Lamellen nimmt im Allgemeinen von innen nach außen zu. Ab und zu kommen aber merkwürdige Abweichungen von dieser Regel vor, und es kann eine Lamelle in ihrem Zuge von innen nach außen abwechselnd dünner und dicker werden.

Der Querschnitt der Fasern ist meistens ein flaches Sechseck, wie bei den Selachiern. Indessen kommen auch hiervon Abweichungen vor. So kann er mehr einem Rechteck als einem Sechseck ähnlich sehen (vgl. Textfig. 11 von der Kröte). Übrigens ist das Querschnittsbild ungemein variabel. Man kann in einer und derselben Linse nahe neben einander sechseckige und viereckige Fasern finden, wie dies auch bei jener Krötenlinse der Fall war. Auch sind die langen Seiten der Sechsecke oder Vierecke bald ganz eben,

bald nach außen oder nach innen konvex; auch in dieser Hinsicht kann man in einer und derselben Linse den verschiedensten Bildern begegnen. Alles das weist darauf hin, dass die Fasern außerordentlich plastische Gebilde sind.

Wie schon erwähnt, nimmt die Zahl der Lamellen von innen nach außen durch Theilung zu. Beispiele dafür findet man in der Fig. 9 Taf. XXXI an mehreren Stellen. Außerdem zeigt die Textfigur 10 eine Theilung bei Hyla und Textfig. 12 bei Rana. Im letz-



Textfigur 10.
Hyla arborea.

Textfigur 11.
Bufo variabilis.

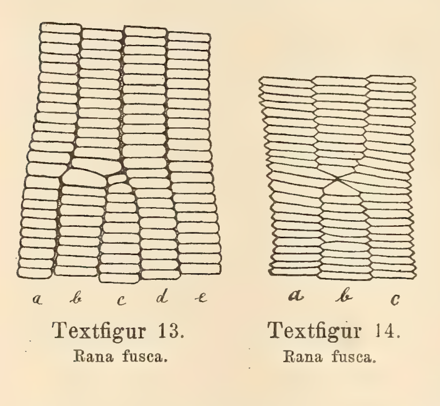
Textfigur 12.
Rana fusca.

teren Fall theilt sich die Lamelle *b* nach außen in zwei gleich dicke Lamellen. An der Theilungsstelle findet sich fast regelmäßig eine durch besondere Breite und dreieckigen Querschnitt ausgezeichnete Faser. — Die Zunahme der Lamellen erfolgt aber keineswegs ausschließlich durch solche Theilungen; sie kann eben so gut durch Interkalation zu Stande kommen. Ein solches Beispiel führt uns die Textfig. 12 von Rana vor Augen, wo zwischen die Lamellen 1 und 3 die Lamelle 2 interkalirt ist. Ob der in der Textfig. 7 dargestellte Fall von Triton als Theilung oder als Interkalation aufzufassen ist, dürfte schwer zu entscheiden sein. Übrigens schwanken die

Bilder, welche man von einer Interkalation erhält, ganz außerordentlich.

Es ist klar, dass sowohl die Theilung, als die Interkalation auf das Verhalten der meridionalen Reihen zurückzuführen ist. Wie wir gesehen haben, kann die Zahl dieser Reihen entweder dadurch eine größere werden, dass an die Stelle einer einfachen Reihe zwei Reihen treten, wie dies die Fig. 8 auf Taf. XXXI zur Anschauung bringt, oder aber dadurch, dass sich, wie es die Figg. 5 und 7 zeigen, zwischen zwei bereits bestehende Reihen eine neue einschiebt. Der erste Fall wird im weiteren Verlauf eine Theilung, der zweite eine Interkalation einer Radiärlamelle zur Folge haben.

Es wurde schon erwähnt, dass Verschmelzungen zweier Lamellen ungleich seltener als Theilungen sind. Einen ziemlich typischen Fall einer Verschmelzung führt die Textfig. 13 von Rana fusca vor Augen. Er leitet sich von einem Verhalten der meridionalen Reihen ähnlich dem auf Taf. XXXI Fig. 8 abgebildeten ab.



Textfigur 13. Rana fusca.

Textfigur 14. Rana fusca.

Außer den bisher besprochenen Eigenthümlichkeiten der Lamellen kommen noch zahlreiche andere vor, die, im Einzelnen zu besprechen, wohl überflüssig ist. Einige solcher Eigenthümlichkeiten sind in Textfig. 9 vom Axolotl, 11 von Bufo, 12 und 14 von Rana dargestellt. Sie sind sämmtlich auf Störungen in der Ausgestaltung der meridionalen Reihen des Linsenepithels zurückzuführen. In der That entrollt uns jeder Äquatorialschnitt durch eine Linse ein höchst instruktives Bild von dem allmählichen Aufbau der radiären Lamellen und von ihren genetischen Beziehungen zu den meridionalen Reihen.

Was den Verlauf der Linsenfasern betrifft, so ist derselbe wesentlich der gleiche, wie bei den Selachiern. Es kann daher die Textfig. 4 mit einer ganz geringfügigen Modifikation auch für die Amphibienlinse gelten. Die Modifikation betrifft nur die Länge der Linsennähte, die, wie schon bemerkt, bei den Amphibien relativ kürzer sind, als bei den Selachiern. —

Zum Schluss habe ich noch ein paar Worte über die Kapsel zu sagen. Dieselbe ist bei den Urodelen dünner, als bei den Anuren;

am dünnsten ist sie beim Axolotl. Stets ist sie, so weit sie das Linsenepithel bedeckt, dicker, als an der hinteren Fläche. Die Dickenabnahme erfolgt langsam und allmählich. Die Differenz in der Dicke der vorderen und der hinteren Kapselhälfte ist ausnahmslos bei den Urodelen geringer, als bei den Anuren. Eine Schichtung habe ich nie deutlich wahrnehmen können. —

Was die Litteratur betrifft, so glaube ich mich kurz fassen zu dürfen. Außer HENLE hat Niemand einen tieferen Einblick in den Bau der Amphibienlinse gewonnen. Was vor HENLE, also bis zum Jahre 1882, darüber geschrieben wurde, ist bei HENLE eingehend berücksichtigt; ich habe einen großen Theil der von ihm citirten Arbeiten gelesen, aber in ihnen nichts gefunden, was eine Besprechung an dieser Stelle nothwendig erscheinen ließe. Seit dem Jahre 1882 aber ist, so viel ich weiß, über den feineren Bau der Amphibienlinse nichts mehr von Bedeutung erschienen.

In seiner ersten Arbeit über diesen Gegenstand[1] glaubte HENLE noch die Frage nach der Neubildung der Linsenfasern als eine offene hinstellen zu müssen; indessen hob er doch mit besonderem Nachdruck hervor, dass er damit »nicht beabsichtige, die Wahrscheinlichkeit, dass die neuen Fasern von der Oberfläche aus angefügt werden, zu verdächtigen«. Dieser Frage hat er dann in einer zweiten Arbeit[2] seine specielle Aufmerksamkeit gewidmet und ist dabei zu Ergebnissen gelangt, die von der größten Bedeutung sind und zu dem Besten gehören, was wir über den Bau und die Entwicklung der Linse wissen. Er sagt jetzt: »Dass die Linse durch Anlagerung neuer Fasern an Volum zunimmt, kann nicht bezweifelt werden. Es ist eben so gewiss, dass die neuen Fasern aus den Epithelzellen, durch Verlängerung derselben nach beiden Seiten, hervorgehen und es durfte nach dem gegenwärtigen Stande der Zellenlehre vermuthet werden, dass, um den Nachwuchs an neuen Epithelzellen zu liefern, die alten sich durch Theilung vervielfältigen. Aber dies blieb Vermuthung. Die Angabe KÖLLIKER's und v. BECKER's, dass in der fötalen Linse die der Grenze des Epithels nächsten Zellen in einem beständigen Vermehrungsprocesse begriffen seien, vermochte ich nicht zu bestätigen, musste vielmehr die Frage, wie die Neubildung der Fasern an der Oberfläche der Linse vor sich

[1] J. HENLE, Zur Anatomie der Krystalllinse. Abhandlungen der kgl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. Bd. XXIII. 1878.

[2] Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte der Krystalllinse und zur Theilung des Zellkerns. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XX. 1882.

gehe, als eine offene hinstellen. — Die Untersuchung der Linse von Frosch- und Tritonlarven hat, wenigstens für diese Thiergruppe, das Räthsel gelöst: die neuen Zellen entstehen nicht da, wo man sie suchen zu müssen glaubte, am Rande des Epithels, um direkt zum Ersatz der in Fasern auswachsenden Zellen zu dienen; man findet im Gegentheil die in Theilung begriffenen Zellen mitten zwischen ruhenden oft in beträchtlicher Entfernung von der Stelle, wo die Zellen sich in Fasern umzuwandeln beginnen.« HENLE vergleicht dann das Wachsthum des Linsenepithels mit dem Wachsthum des einschichtigen hinteren Epithels der Cornea, das gleichfalls »nicht durch Anfügung am Rande, sondern durch Einlagerung neuer Zellen erfolge, die aus Theilung von hier und da mitten zwischen den übrigen gelegenen Zellen hervorgehen und die vorhandenen vor sich her und dem Rande zuschieben müssen«.

HENLE geht aber noch weiter. Indem er die Epithelgrenze genauer untersucht, findet er die meridionalen Reihen. Die betreffende Stelle der Arbeit lautet wörtlich: »An der Linse der geschwänzten und ungeschwänzten Batrachier erstreckt sich, wie an allen kugeligen Linsen, das Epithel über den Äquator hinaus und auf die hintere Fläche. Am Äquator haben die Zellen noch ganz die unregelmäßig polygonale Gestalt, wie an der vorderen Fläche; dann folgen mehrere Reihen elliptischer, fast vierseitiger Zellen, deren längerer Durchmesser quer, d. h. senkrecht zum Verlauf der Linsenfasern steht und an die queren Zellen schließen sich, so lange die Linse im Wachsen ist, Reihen längerer Zellen mit parallel zu den Fasern gerichtetem längeren Durchmesser. Die in einer Reihe gelegenen Zellen der letztern Art decken einander dachziegelförmig; sie enden in einiger Entfernung vom hinteren Pol der Linse und ziehen sich um so weiter von demselben zurück, je älter die Linse wird.« — Bis hierher ist fast Alles durchaus richtig und findet durch meine Beobachtungen seine volle Bestätigung. Unrichtig ist nur, dass, wie HENLE an mehreren Stellen seiner Arbeiten bemerkt, die Linse der erwachsenen Amphibien kugelig ist und dass an der vollkommen entwickelten Linse die meridionalen Reihen fehlen. Nun folgt aber in der Darstellung ein Irrthum, der verhängnisvoll werden und HENLE hindern sollte, zu einem wirklichen Verständnis des Baues der Linse und der Beziehungen der meridionalen Reihen zu den Radiärlamellen zu gelangen. Es heißt nämlich weiter: »Die Zellenreihen sind schmaler, als die äußersten Linsenfasern, entsprechen ihnen aber der Zahl nach ziemlich genau, so dass in der Regel jede Faser von einer Zellenreihe

bedeckt wird. Doch ereignet es sich häufig, dass die Zellenreihen sich gegen die Fasern etwas verschieben. Und dies ist erwünscht, weil man sonst Mühe hätte, diese zwischen der Kapsel und den äußersten Linsenfasern gelegenen Elemente von den in den äußeren Fasern gelegenen Kernen der sogenannten Kernzone zu unterscheiden.« Ein Blick auf die Figur, die HENLE zum Beweise für das Gesagte heranzieht, zeigt mit voller Sicherheit, dass beim Abziehen des Epithels und der äußeren Linsenfasern oder beim Zerzupfen des Präparates eine Verschiebung der meridionalen Reihen gegen die oberflächlichen Fasern stattgefunden hatte. Hätte HENLE die Linsen der Tritonenlarven in toto, nach vorhergegangener Färbung und Aufhellung in Glycerin (nicht in Nelkenöl), untersucht, so würde er sich auch überzeugt haben, dass die Zahl der meridionalen Reihen der Zahl der äußersten Linsenfasern nicht »ziemlich«, sondern absolut genau entspricht. Er würde dann aber auch um so gewisser die genetischen Beziehungen der meridionalen Reihen zu den Radiärlamellen der Linse erkannt haben, als er auf die Existenz der letzteren schon vier Jahre vorher bei der Untersuchung eines Äquatorialschnittes durch die Froschlinse aufmerksam geworden war. In seiner Arbeit »zur Anatomie der Krystalllinse« schreibt er nämlich in dem Kapitel, welches von der Art der Zusammenfügung der Linsenfasern handelt, Folgendes: »Die von außen nach innen stetig fortschreitende Verjüngung der koncentrischen Schichten, aus welchen die Linse besteht, kann auf doppelte Weise zu Stande kommen; entweder muss in der genannten Richtung stetig die Breite der Fasern oder es muss in jeder folgenden Schicht die Zahl der Fasern sich mindern. Bei den Vögeln, den Reptilien und der Mehrzahl der Fische findet die erstgenannte dieser Anordnungen statt. Der Äquatorialschnitt der Vogellinse lehrt die Regelmäßigkeit kennen, mit der die Breite der Fasern gegen den Kern der Linse abnimmt. Der Durchschnitt erhält so ein sehr zierlich strahliges Ansehen. Am Äquatorialschnitt der Linse einer Eidechse betrug die Zahl der Strahlen etwa 90, d. h. 90 Fasern, von außen nach innen schmalere, lagen im Umkreis einer jeden Lamelle. Auch bei den übrigen Thierklassen nimmt die Breite der Linsenfasern von außen nach innen ab. . . Aber sie (diese Abnahme) ist nicht so regelmäßig, wie bei den Vögeln, und daneben vollzieht sich, namentlich in den äußeren und mittleren Schichten, eine Reduktion der Zahl der Fasern durch Endigung oder Zusammenfließen von Reihen in der Weise, wie sie aus dem Querschnitt der Froschlinse zu ersehen ist.« Das Bild,

auf das sich HENLE hier beruft, zeigt eine sehr große Ähnlichkeit mit meiner Textfig. 12. Es braucht kaum erwähnt zu werden, dass die »Strahlen« oder »Reihen«, die HENLE hier beschreibt, nichts Anderes, als die Durchschnitte der Radiärlamellen sind.

Um so merkwürdiger ist es, dass HENLE trotzdem an dem althergebrachten Dogma vom koncentrischen Bau der Linse festhielt, ja, dass er die »koncentrischen Schichten« ausdrücklich erwähnt, obwohl die Bilder, auf die er sich bei der Beschreibung bezieht, auch nicht die geringste Spur von solchen erkennen lassen. Es ist ihm dabei offenbar ganz ähnlich ergangen, wie mir selbst, als ich vor vier Jahren, ohne die Arbeit HENLE's, die ich zwar seiner Zeit gelesen hatte, in Erinnerung zu haben, die meridionalen Reihen und die Radiärlamellen fand und auch die genetischen Beziehungen zwischen beiden kennen lernte. Obwohl ich einen besseren Einblick in den Aufbau der Linse gewonnen hatte, konnte ich mich doch noch mehr als zwei Jahre lang nicht entschließen, die Annahme einer koncentrischen Schichtung ganz fallen zu lassen. Erst als alle Versuche, eine solche Schichtung im mikroskopischen Bilde nachzuweisen, fehlgeschlagen hatten, arbeitete sich langsam die Überzeugung durch, dass der vermeintliche Schichtenbau lediglich durch die verschiedene Konsistenz der Fasern verschiedenen Alters vorgetäuscht wird.

Außer den citirten Angaben HENLE's muss ich noch einige andere, minder wichtige hervorheben, mit denen ich mich zum Theil nicht einverstanden erklären kann. So hebt HENLE an mehreren Stellen hervor, dass die Fasern beim Frosch vierseitige Prismen vorstellen. Gewiss kann diese Angabe richtig sein, in so fern als der Faserquerschnitt hier und da mehr einem Rechteck, als einem Sechseck ähnlich sehen kann. Indessen habe ich schon oben auf die große Veränderlichkeit dieses Bildes aufmerksam gemacht.

Ferner bemerkt HENLE, dass die in Reihen angeordneten Zellen des Linsenepithels »nur theoretisch als Zellen aufzufassen sind, ihrer Form nach aber viel mehr nackten Kernen gleichen«. Dass sie die Bedeutung von Zellen haben, glaubt er »desshalb annehmen zu dürfen, weil sie nach vorn und hinten an unzweifelhafte Zellen, d. h. an Körper grenzen, welche deutlich in einen Kern und einen denselben rings umgebenden hellen Saum geschieden sind, nach vorn an die mittleren Epithelzellen der vorderen Kapselwand, nach hinten an die länglichen in zwei Spitzen auslaufenden Zellen, die sich zu Linsenfasern entwickeln«. Diese Angabe erklärt sich zum Theil

daraus, dass bei Larven und Embryonen die Zellgrenzen meist weniger scharf sind, als bei erwachsenen Thieren, dann aber auch daraus, dass die Zellgrenzen innerhalb der meridionalen Reihen einen schiefen Verlauf haben (vgl. z. B. Fig. 11*a* Taf. XXXI vom Salamander) und daher nur an senkrechten Schnitten, nicht aber im Oberflächenbilde deutlich gesehen werden können.

Henle hat auch die regressiven Veränderungen der Zellkerne untersucht und ist dabei zu Ergebnissen gelangt, die sich zum Theil nicht schwer mit den von mir geschilderten in Einklang bringen lassen. In den äußersten Faserlagen finden sich nach Henle Kerne, welche von denen der hintersten Zellen des Kapselepithels nicht verschieden sind. Später aber werden die Kerne »platter, meist etwas verlängert und entschieden grobkörniger; die einzelnen Körner sind größer und durch größere Zwischenräume getrennt, hell mit dunkeln Kontouren«. Darauf verlieren die Kerne ihre scharfen Kontouren, sie werden gleichsam »angefressen« und an ihrer Oberfläche entstehen Lücken, in denen die erwähnten Körner enthalten sind; die Lücken öffnen sich und die Körner gehen spurlos zu Grunde. Darauf werden die Kerne kleiner und die noch in ihnen enthaltenen Körner verfallen gleichfalls dem Untergange. Zum Schluss finde sich in manchen Fasern an der Stelle des Kerns ein heller Fleck, der wohl auch später verschwindet.

Aus dem Gesagten dürfte wohl hervorgehen, dass auch Henle keinen recht befriedigenden Einblick in die Erscheinungen des Kernschwundes bekommen hat.

Prag, 10. Januar 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVIII.

Entwicklung der Linse von Pristiurus melanostomus. Vergr. der Figg. 1 bis 12 215mal.

Fig. 1. Embryo mit 45 Urwirbeln.
Fig. 2. Embryo mit 49—50 Urwirbeln.
Fig. 3. Embryo mit 52 Urwirbeln.
Fig. 4. Embryo mit 55 Urwirbeln.
Fig. 5. Embryo mit 63 Urwirbeln.
Fig. 6. Embryo mit 63—64 Urwirbeln.
Fig. 7. Embryo mit 66—68 Urwirbeln.
Fig. 8. Embryo mit ca. 74 Urwirbeln.
Fig. 9. Embryo mit 87 Urwirbeln.
Fig. 10. Embryo mit ca. 95 Urwirbeln.
Fig. 11. Ca. 17 mm langer Embryo.
Fig. 12. 19 mm langer Embryo.
Fig. 13. Meridionalschnitt durch die Linse eines erwachsenen Mustelus laevis. 570mal vergr. *r*, Stelle, an der die meridionalen Reihen beginnen; *eg*, ungefähre Grenze des Epithels.

Tafel XXIX.

Bau der Selachierlinse.

Fig. 1. Auge eines 12 mm langen Embryo von Torpedo marmorata. 215mal vergr.

Fig. 2. Linse eines 15 mm langen Embryo von Torpedo marmorata. 215mal vergr.

Fig. 3. Linse eines 18 mm langen Embryo von Torpedo marmorata. 215mal vergr.

Fig. 4. Äquatorialschnitt durch die Linse eines Pristiurus-Embryo von 24 mm Länge. *ep*, Linsenepithel; *f*, Linsenfasern.

Fig. 5. Äquatorialschnitt durch das Auge eines Pristiurus-Embryo von 28 mm Länge. Schwache Vergrößerung. *l*, Linse; *N*, hintere Linsennaht; *r*, Retina; *t.n*, Tapetum nigrum; *pf*, Processus falciformis; *gk*, geschrumpfter Glaskörper.

Fig. 6. Meridionalschnitt durch die Linse eines erwachsenen Mustelus laevis bei schwacher Vergrößerung.

Fig. 7. Linsenepithel von der Mitte der Vorderfläche einer Linse von Mustelus laevis. 570mal vergr.

Fig. 8. Linsenepithel von der Epithelgrenze, mit den meridionalen Reihen (Mustelus laevis). 570mal vergr.

Fig. 9. Aus einem Äquatoriaslchnitt durch eine Linse von Scyllium catulus von ca. 14 cm Länge. 570mal vergr.

Fig. 10*a*. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von Mustelus

laevis Linse von ca. 6,3 mm Äquatorialdurchmesser mit 2200 Radien). 570mal vergr. Von der Oberfläche.

Fig. 10*b*. Aus demselben Schnitt aus größerer Tiefe.

Fig. 11. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von Pristiurus melanostomus Linse von 8 mm Äquatorialdurchmesser mit 2009 Radien). 570mal vergrößert.

Fig. 12. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von Spinax niger Linse 6.1 mm im Äquatorialdurchmesser, 1172 Radien). 570mal vergr.

Fig. 13. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von Chimaera monstrosa (Linse 13,3 mm im Äquatorialdurchmesser, 3880 Radien). 570mal vergrößert.

Fig. 14. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von Acanthias vulgaris (Linse 6,3 mm im Äquatorialdurchmesser, 1747 Radien). 570mal vergr.

Fig. 15. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von Raja asterias (Linse ca. 4,5 mm im Äquatorialdurchmesser, 1211 Radien). 570mal vergr.

Fig. 16. Aus derselben Linse. Unregelmäßigkeiten der Radiärlamellen. 570mal vergr.

Tafel XXX.

Entwicklung des Auges von Siredon pisciformis.

Fig. 1—10. Zehn Entwicklungsstadien in gleicher Orientirung bei 215-facher Vergr.

Fig. 10*a*. Anschnitt der Linse des Auges der Fig. 10. Vergr. 215.

Fig. 11. Schnitt durch den Kopf eines missbildeten Axolotl-Embryo mit 33—34 Urwirbeln. Schwache Vergr. *ab*, rechte, ab^1, linke sekundäre Augenblase; *l*, Linse im Anschnitt; l^1, Verdickung des Ektoderms.

Tafel XXXI.

Bau der Amphibienlinse.

Fig. 1. Linsenanlage eines 8 mm langen Embryo von Salamandra atra. 260mal vergr.

Fig. 2. Retina einer 15 mm langen Axolotl-Larve. 570mal vergr. Apochr. Ölimm. *nf*, Nervenfaserschicht; *gz*, Ganglienzellenschicht; *ir*, innere reticuläre Schicht; *ik*, innere Körnerschicht mit einigen Kernen von Stützfasern; *ar*, äußere reticuläre Schicht; *ak*, äußere Körnerschicht; *st*, Stäbchenzapfenschicht (drei Zapfen, sechs Stäbchen).

Fig. 2*a*. Entwicklungsstadien der Neuroepithelzellen aus der Grenze der Pars optica retinae einer Axolotl-Larve von 16,5 mm Länge. Dieselbe Vergr.

Fig. 3. Linsenepithel von Salamandra maculosa (erwachsen) von der Epithelgrenze mit drei meridionalen Reihen. 260mal vergr.

Fig. 4. Linsenepithel von Rana esculenta (erwachsen) von der Epithelgrenze mit dem Anfang von sechs meridionalen Reihen. 260mal vergr.

Fig. 5. Linse einer ca. 6 cm langen Larve von Triton cristatus. Etwas schief gesehen, so dass der vordere Linsenpol unter die Ebene der Tafel zu liegen kommt. Die Zellen der meridionalen Reihen sind etwas zu schmal ausgefallen. 130mal vergr.

Fig. 6. Einige meridionale Reihen einer eben solchen Linse. Vergr. 260mal.

Fig. 7 und 8. Dessgleichen. In den Figg. 6, 7 und 8 sind die meridionalen Reihen nach rechts zu nicht ganz vollständig.

Fig. 9. Äquatorialschnitt durch eine Linse einer ca. 6 cm langen Larve von Triton cristatus. 260mal vergr.

Fig. 10. Aus der Kernzone eines 18 cm langen Axolotl. Meridionalschnitt. Nahe dem Epithelrand. 570mal vergr. Apochr. Ölimm.

Fig. 11. Aus einem Meridionalschnitt durch die Linse einer erwachsenen Salamandra maculosa. 570mal vergr. Apochr. Ölimm. Fig. 11*a* von der Epithelgrenze; Fig. 11*b* von der Mitte der Vorderfläche.

Fig. 12. Aus einem Meridionalschnitt durch die Linse einer erwachsenen Bufo variabilis. 130mal vergr.

Fig. 13. Aus demselben Schnitt. 570mal vergr. Apochr. Ölimm. Fig. 13*a* von der Epithelgrenze; Fig. 13*b* von der Mitte der Vorderfläche.

Entwicklungsgeschichte von Limax maximus L.

II. Theil. Die Larvenperiode.

Von

Dr. Johannes Meisenheimer.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel XXXII—XL und 20 Figuren im Text.

Während ich im ersten Theile meiner Entwicklungsgeschichte von Limax maximus die Entwicklung vom ungefurchten Ei bis zur Umwandlung der Gastrula in den eigentlichen Embryo verfolgt habe, wird es die Hauptaufgabe des vorliegenden zweiten Theiles sein, die einzelnen Organe in ihrer ersten Anlage und weiteren Ausbildung zu verfolgen, wobei namentlich der allgemeine Gesichtspunkt ihrer Ableitung von den Keimblättern leitend sein soll, ohne freilich dabei die spätere Entwicklung zurücktreten zu lassen. Denn während die Behandlung des ersten Gesichtspunktes mehr allgemeine Fragen, wie über die Bedeutung der Keimblätter, von Cölom etc. berührt, eröffnet der letztere Einblicke in die Phylogenie der weit von dem ursprünglichen Typus entfernten Gruppe der Nacktschnecken.

Nur ein Organkomplex ist hierbei noch nicht berücksichtigt, es sind dies die in ihrer Entwicklung noch recht unklaren Geschlechtsorgane. Ihre Entwicklung liegt zum größten Theile in der folgenden, dritten Periode, welche vom Ausschlüpfen der jungen Schnecke bis zur vollendeten Geschlechtsreife zu rechnen ist. In Folge des Umfangs dieser Periode sehe ich mich genöthigt, die Entwicklung der Geschlechtsorgane einem dritten Theile vorzubehalten, und um diese dann im Zusammenhange behandeln zu können, werde ich in diesem zweiten Theile auf jede Behandlung derselben verzichten, zumal etwaige jüngste Befunde nur durch Vergleich mit älteren und ältesten Stadien volle Sicherheit zu gewinnen vermögen.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, Herrn Prof. KORSCHELT

für die Theilnahme und das Interesse, welches er auch diesem zweiten Theile meiner Untersuchung entgegengebracht hat, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

I. Abschnitt. Die Larvenorgane.

Unter Larvenorganen im engeren Sinne verstehe ich diejenigen Organe, welche für die Larve allein typisch sind, und welche allmählich mit dem Übergange in das erwachsene Thier Funktion und Existenz einbüßen, d. h. resorbirt oder abgeworfen werden. Es sind dies zunächst zwei der Athmung und Pulsation dienende Organe, die Kopfblase und Podocyste, wir werden beide in engem Zusammenhange betrachten, da ihr Bau und ihre Funktion viele Übereinstimmung zeigen. Dann werden wir als weiteres und bei Weitem interessantestes Larvenorgan die Urniere zu behandeln haben, welche schon früh sich anlegend, mit einem Altersstadium von 10 bis 11 Tagen ausgebildet, in den darauf folgenden Tagen ihre Hauptfunktion zu verrichten hat und dann allmählich, etwa vom 15. Tage an, einen rückläufigen Process der Resorption durchmacht, um schließlich spurlos zu verschwinden.

1. Kopfblase und Podocyste.

Die Kopfblase legt sich bereits sehr früh, unmittelbar nach dem Gastrulastadium an. Sie entsteht dadurch, dass das Ektoderm sich vorn, seitlich und dorsal blasig erweitert, unter sehr bedeutender Verflachung des Epithels. Zurückzuführen ist dieser Process auf die Ausscheidung einer hellen Flüssigkeit, welche die ganze Blase erfüllt und mit der Leibesflüssigkeit in unmittelbarem Zusammenhange steht (vgl. hierzu die Figg. 75—77 auf Taf. XXXIV und Fig. 5 auf Taf. XXXII). Die Zahl der Mesodermzellen im Inneren des Blasenraumes ist im Anfange sehr gering, bald bemerkt man aber, wie dieselben vom Rande des weit in die Kopfblase vorspringenden Eiweißsackes her in dieselbe hineinwandern und sich zwischen der Wandung der Blase und dem Eiweißsacke lang ausstrecken.

Ihre relativ enormste Größe im Verhältnis zum übrigen Körper erlangt die Kopfblase etwa am 8. bis 9. Tage, wo ihr gegenüber die übrigen Körpertheile fast ganz zurücktreten (Fig. 1 auf Taf. XXXII). Später gleicht sich dieses Verhältnis mehr und mehr aus, die Kopfblase bleibt im Wachsthum zurück, der übrige Körper dagegen vergrößert sich schnell, namentlich durch das starke Wachsthum des

Fußes (vgl. Taf. XXXII, Fig. 3 und 5, ferner Textfig. 9—14). Auf noch älteren Stadien bildet sie schließlich nur noch eine Umhüllung des Eiweißsackes, mit dem zusammen sie in den Körper der Schnecke eingezogen und resorbirt wird.

Histologisch haben wir also an der Kopfblase die aus äußerst abgeflachten Epithelzellen bestehende Wandung und die im Inneren zerstreuten Mesodermzellen zu unterscheiden. Die ersteren besitzen neben dem Kerne eine Anzahl von Fetttropfen, die gewöhnlich um denselben gelagert sind (Taf. XXXII, Fig. 1, 2). Im Anfange noch durch deutliche Zellgrenzen getrennt, schwinden diese, eben so wie Kern, Plasma etc. allmählich immer mehr, so dass wir schließlich nur noch ein äußerst dünnes Häutchen vor uns haben (Taf. XXXII, Fig. 3). Auf die Mesodermzellen komme ich gleich weiter unten nochmals zurück.

Was nun die Funktion der Kopfblase betrifft, so hat man sie früher stets als Cirkulationsorgan angesehen, welches abwechselnd mit der Podocyste Kontraktionen auszuführen vermag und so die Leibesflüssigkeit cirkuliren lässt (GEGENBAUR, FOL). Nachdem schon vor etwas längerer Zeit JOURDAIN ihr eine bloß passive Bewegung zuerkannt hatte, tritt in neuerer Zeit namentlich F. SCHMIDT gegen die selbständige Pulsation der Kopfblase auf. Er theilt ihr ebenfalls nur eine passive Rolle zu, indem bei einer Kontraktion der Podocyste die Leibesflüssigkeit in die Kopfblase getrieben, und letztere als Stelle des geringsten Widerstandes zum Anschwellen gebracht wird, während umgekehrt bei der Erschlaffung der muskulösen Elemente der Podocyste die Leibesflüssigkeit zurückströmt, und die Kopfblase mit dem sinkenden Druck ähnlich einer Kontraktion zusammenfällt. Ich kann mich dieser Ansicht vollständig anschließen. So lange die Podocyste noch nicht ausgebildet ist, ist von einer Kontraktion der Kopfblase bei Limax maximus nichts zu sehen, ja selbst später sind dieselben kaum merklich, von einer mit der Podocyste abwechselnden, selbst passiven Bewegung habe ich nie etwas beobachten können.

Um so auffallender ist die Anordnung der Mesodermzellen im inneren Raume der Kopfblase, indem dieselben stets eine radiäre Richtung angenommen haben, theils einzeln, theils, und dies namentlich in jüngeren Stadien, zu Strängen vereint von dem Eiweißsacke zur Blasenwand ziehend, also ganz, wie man es von selbstthätigen Muskelzellen voraussetzen würde (Taf. XXXII, Fig. 3, Textfig. 9). Später nehmen diese Mesodermelemente an Größe bedeutend zu,

um schließlich zugleich mit dem ganzen Organ der Resorption anheimzufallen.

Die Kopfblase findet sich eben so wie das folgende Organ, die Podocyste, fast stets bei den Landpulmonaten, dessgleichen, im Gegensatze zu letzterer, bei den Wasserpulmonaten, wenn auch freilich nicht in so extremem Maße ausgebildet. Hier bei den Basommatophoren besteht sie in einer Auftreibung vor dem Velarbezirke, die Bewegungen sind ebenfalls nur passive, wie RABL für Planorbis angiebt. Bei marinen Prosobranchiern ist die Kopfblase von BOBRETZKY beobachtet worden, eben so von CONKLIN an Crepidula, bei Calyptraea erreicht sie sogar nach SALENSKY eine ziemliche Größe.

Als zweites, mit dem vorigen in engem Zusammenhange stehendes Larvenorgan tritt uns die Podocyste entgegen. Ihre Ausbildung erfolgt etwas später als diejenige der Kopfblase. Das äußere Ende des Fußhöckers, der sich als eine unpaare Vorwölbung des Ektoderms anlegt, beginnt sich unter Verflachung der Epithelzellen zu erweitern, zumal nach hinten und beiden Seiten hin. Als Resultat dieses Processes erhalten wir schließlich die bekannte, flache, seitlich stark verbreiterte Form der Podocyste (Taf. XXXII, Fig. 3—5). Ihr Inneres ist von muskulösen Elementen in regelmäßiger, dorsoventraler Anordnung durchsetzt. Sie schlägt sich im Leben weit über den ganzen Embryo dorsalwärts herum und führt äußerst energische Kontraktionen aus, ihrer Bedeutung als Cirkulationsorgan entsprechend. Die Bewegungen sind unregelmäßig, oft in Wellen über die Oberfläche hinlaufend oder peristaltisch.

Dass sie, wie schon öfter angenommen wurde, auch eine respiratorische Thätigkeit entfaltet, ist namentlich im Hinblicke auf so extreme Fälle, wie z. B. bei Helix Waltoni (SARASIN), sehr wahrscheinlich. Sie erreicht hier eine so enorme Entwicklung, dass fast die ganze innere Fläche der Eihülle von ihr ausgekleidet wird. Auch bei Limax maximus liegt sie meist der Eihülle fest an und gleitet unter Rotation des ganzen Embryos ununterbrochen an derselben entlang. Später gegen Ende der Larvenperiode wird sie kleiner und kleiner, um schließlich ganz abgeworfen zu werden.

Die Podocyste findet sich bei sämmtlichen bisher untersuchten Stylommatophoren, mit Ausnahme von Succinea (F. SCHMIDT), Bulimus citrinus, Vaginulus (nach SEMPER) und Onchidium (nach JOYEUX-LAFFUIE). Ist sie vorhanden, so hat sie in der Regel die von Limax maximus beschriebene flache Form, zuweilen jedoch ist sie

cylindrisch (bei Arion nach FOL), oder sie läuft in zwei Zipfel aus (bei Clausilia spec. nach F. SCHMIDT). Bei den Basommatophoren fehlt die Podocyste gänzlich, dagegen vermag hier der Fuß selbst rhythmische Bewegungen auszuführen (FOL).

Von sonstigen larvalen Cirkulationsorganen, wie sie in Gestalt von Larvenherzen ganz allgemein bei den Prosobranchiern, aber auch bei Helix (FOL) vorzukommen scheinen, ist bei Limax maximus keine Spur vorhanden.

Auch bei anderen Molluskenklassen finden sich ähnliche larvale Cirkulationsorgane, ich erinnere hier nur an die von FOL bei Pteropoden beschriebenen pulsirenden Fuß- und Mantelsinusse, zwischen denen die Leibesflüssigkeit hin und her strömt, oder an die von LACAZE-DUTHIERS bei Dentalium geschilderten, abwechselnd thätigen Fuß- und Abdominalsinusse.

Schließlich will ich an dieser Stelle Betreffs der Bildung des Fußes auf die von F. SCHMIDT angegebene Entwicklung desselben aus der Verschmelzung zweier Höcker kurz eingehen. Die Verschmelzung erfolgt in der Medianlinie, hinter dem Blastoporus, und F. SCHMIDT basirt darauf die Hypothese, dass der Fuß aus den mit einander verschmolzenen Lippen des sich schließenden Blastoporus hervorgegangen sei. So weit mir bekannt ist, findet sich in der Litteratur eine ähnliche Angabe einer doppelten Entstehung des Fußes außer von Patella nach PATTEN noch von Helix nach v. IHERING, wo der Fuß aus der Verschmelzung zweier lamellöser Ektodermwucherungen hervorgehen soll. Doch ist seine Darstellung nicht ganz klar. Bei Limax maximus habe ich nichts auf einen ähnlichen Process Hindeutendes beobachten können, nur auf etwas älteren Stadien (vom 7. bis 8. Tage etwa) bemerkt man an der Spitze des Fußes eine deutliche Zweitheilung, die aber für diese Frage wohl belanglos ist, eben so wie die von FOL für Basommatophoren beschriebene Zweilappigkeit des Fußes, die ebenfalls erst auf späteren Stadien auftritt.

2. Urniere.

Eines der interessantesten und trotzdem sowohl in Entwicklung wie feinerem histologischem Bau noch durchaus ungenügend erforschten Larvenorgane ist die Urniere der Pulmonaten. Während für die Basommatophoren immerhin einige größere und neuere Arbeiten vorliegen, beschränken sich die Angaben für die Stylommatophoren, abgesehen von den älteren Arbeiten von VAN BENEDEN

und WINDISCHMANN und weiter von OSC. SCHMIDT und GEGENBAUR, auf die Untersuchungen FOL's, die kurzen Mittheilungen JOURDAIN's und MEURON's und die neuesten Angaben SARASIN's über Helix Waltoni. Eine ausführliche Besprechung der Litteratur werde ich erst nach meiner Darstellung der Entwicklung der Urniere von Limax maximus geben, um auf diese Weise die Vergleichgspunkte schärfer hervorheben zu können.

Die früheste Anlage der Urniere ist unzweifelhaft in einer zuerst schwachen, sich aber bald nach innen tief einsenkenden Einstülpung des Ektoderms zu suchen. Diese Einstülpung, die auf Taf. XXXII, Fig. 6 und 7 in ihren frühesten Stadien zu sehen ist, liegt zu beiden Seiten des vom Entoderm umschlossenen Eiweißsackes, genau symmetrisch, etwa in der Höhe der ebenfalls ektodermalen Enddarmeinstülpung. Die Wand der Einstülpung liegt dem Eiweißsack an und wächst, sich dicht an ihn drängend, allmählich in der Richtung nach vorn aus, und zwar zunächst in nur schwach gekrümmtem Bogen. Die Ausmündungsstelle liegt jetzt zwar noch in der Höhe des Enddarmes, hat sich aber seitlich etwas mehr nach vorn verschoben (vgl. hierfür und Folgendes die Figg. 1—4 auf Taf. XXXII *un*). Von der Ausmündungsstelle zieht die Urniere nach abwärts, um in der Nähe der Scheitelplatten vor dem erweiterten Stomodaeum zu enden. Histologisch besteht sie noch aus einfachem Epithel, das innere Ende ist geschlossen, das Lumen nur eng, streckenweise berühren sich sogar die gegenständigen Wände (Taf. XXXII, Fig. 8 und 9). Auf letzterem Stadium hat die Urniere schon eine ziemlich langgestreckte Gestalt angenommen. Dieses Längenwachsthum schreitet mit dem Wachsthum der Larve gleichmäßig fort, zugleich aber beginnt das ursprünglich nur wenig gekrümmte Rohr sich in auffallender Weise zu beugen. Die schon angedeutete, schwache, nach unten konkave Krümmung hat sich verstärkt, so dass wir nun einen kürzeren, aufsteigenden und einen längeren, schräg absteigenden Schenkel vor uns haben (Taf. XXXII, Fig. 1).

Ohne auf histologische Details jetzt schon näher einzugehen, will ich hier im Zusammenhange zunächst die äußeren Lagerungsverhältnisse für die nächsten Stadien behufs besserer Orientirung erledigen. Als festliegend haben wir also einen auf- und absteigenden Schenkel zu betrachten. Im absteigenden Schenkel tritt nun eine weitere Veränderung auf, derart, dass derselbe an seinem vorderen Ende eine zunächst schwache, dann aber sich verstärkende nach vorn und oben konkave Krümmung erfährt, so dass nunmehr

das vorderste Ende nahezu horizontal verläuft (Taf. XXXII, Fig. 3). Das innere Ende behält aber dabei seine Lage unmittelbar unter den Scheitelplatten bei. Eine zweite Veränderung besteht in einer Verlängerung der Beuge zwischen auf- und absteigendem Schenkel, die zu einem deutlich abgesetzten, mittleren, horizontal verlaufenden Abschnitte führt. Beide Schenkel verändern dabei etwas ihre gegenseitige Lage. Ursprünglich gegen einander geneigt, verlaufen sie jetzt im Großen und Ganzen einander parallel, schräg von hinten unten nach vorn oben, respektive von vorn oben nach hinten unten. Dabei liegen sie aber nicht etwa streng in einer Ebene, sondern sie passen sich der Rundung des Eiweißsackes an, zuweilen dicht anliegend, zuweilen sich in freien Schlingen davon abhebend (Taf. XXXII, Fig. 4). Die Form ist nicht stets ein regelmäßiges, cylindrisches Rohr, zuweilen finden sich blasige Erweiterungen, namentlich im absteigenden Schenkel, seitliche Verästelungen aber, wie sie GEGENBAUR beschreibt, habe ich nie zu beobachten vermocht. Die äußeren Ausmündungsstellen liegen seitlich, etwas unterhalb des Enddarmes, und verschieben sich allmählich mit der Ausbildung des Mantelfeldes derart, dass die rechte in die Nähe des Mantelschlitzes, die linke an die seitliche Körperwand unter dem Mantel zu liegen kommt (Taf. XXXII, Fig. 4).

Von dem äußersten Interesse sind nun die Umwandlungen, die sich inzwischen in dem feineren histologischen Bau vollzogen haben. Die ersten Phasen derselben sehen wir dargestellt auf Taf. XXXII in den Figg. 10—16. Sie betreffen zunächst nur das innerste Ende der Urniere, im Übrigen bleiben die Zellen, abgesehen davon, dass sie sich vermehren und kleiner werden, ganz unverändert. In Fig. 9 auf Taf. XXXII war das innere Ende noch vollkommen gegen die Leibeshöhle geschlossen. Durch Konservirung mit HERMAN'scher Lösung[1] bemerkt man aber an einzelnen Stadien dieser Entwicklungsstufe bereits eine gewisse Veränderung der endständig abschließenden Zellen, die in einer helleren Färbung der Kerne auffallend hervortritt (Taf. XXXII, Fig. 11 *wz*). Die unmittelbar damit verbundenen oder sofort darauf folgenden Veränderungen springen noch mehr in die Augen, in so fern die innersten Zellen ihre regelmäßige, epitheliale Anordnung verlieren. Sie beginnen amöboide Fortsätze in die Leibeshöhle zu entsenden und so den epithelialen

[1] Der größte Theil des Materials zu diesem zweiten Theile wurde mit HERMAN'scher Lösung (Platinchlorid-Osmiumessigsäure) konservirt, da neben scharfen Zellgrenzen namentlich Zelldifferenzirungen durch dieselbe stets schon in den frühesten Anfängen kenntlich gemacht werden konnten.

Verband zu lockern (Taf. XXXII, Fig. 10). Die eben bereits geschilderte Umwandlung der Kerne verstärkt sich immer mehr, die ganze Zelle nebst Kern nimmt an Größe zu, das Plasma wird dunkler, der hellere Kern besitzt einen großen Nucleolus. Der ganze Process führt schließlich zu einer Loslösung von Zellen aus dem epithelialen Verbande, und zwar derart, dass successive hinter einander eine Anzahl von Zellen sich zwischen die umgebenden Mesodermzellen drängt, von ihnen sofort durch dunklere Färbung und den großen, hellen Kern unterscheidbar. Einzelne Stadien dieses Vorganges geben die Figg. 10—15 auf Taf. XXXII. In Fig. 12 sind einige Zellen bereits ausgetreten, andere sind gerade im Begriffe, ihnen zu folgen, dasselbe sehen wir in Fig. 13 und 14, wo zu beiden Seiten des Rohres sich loslösende Zellen auftreten, zum Theil noch fest an das Rohr anschließend, sich aber stets durch die oben angegebenen Charaktere von den gewöhnlichen Urnierenzellen unterscheidend. Diese Auswanderung einer bestimmten Anzahl von Zellen hat außerdem noch die weitere wichtige Folge, dass das bisher deutlich geschlossene Rohr sich nunmehr, wenigstens für einige Zeit, nach innen in die Leibeshöhle direkt öffnet. Zunächst nur eng vergrößert sich die Öffnung durch Auseinanderweichen der Wände sehr bald, es bildet sich so ein ziemlich weites Rohr. Die Zahl der ausgewanderten Zellen, die nun ganz wie die Mesodermzellen amöboide Gestalt angenommen haben und im Kranze das innere Ende der Urniere umgeben, beträgt zunächst nur drei bis vier, steigt aber dann auf sieben bis acht und noch etwas höher, entsprechend dem Vorschreiten der Auswanderung. Viel größer ist aber ihre Zahl selbst auf älteren Stadien nie. Ein letztes Stadium der Auswanderung stellt uns Fig. 15 auf Taf. XXXII dar, hier liegt nur noch an der einen Seite eine sich eben losschnürende Zelle (*wz*), im Übrigen haben sich beiderlei Bestandtheile der Urniere, das epitheliale Rohr und die amöboiden Zellen, scharf von einander geschieden und schlagen nunmehr einen verschiedenen, zu ihrer specifischen Funktion hinleitenden Entwicklungsgang ein.

Fassen wir von diesen beiden Bestandtheilen zunächst die amöboiden Zellen etwas näher ins Auge. Von dem Stadium der Fig. 12 an ist das Innere des Urnierenrohres von einer eigenthümlichen feinen Faserung erfüllt, die durchaus den Eindruck von Wimperflammen hervorruft. Und in der That, wir haben es hier mit solchen zu thun. Zu ihrem genaueren Studium wenden wir uns vortheilhafter etwas älteren Stadien zu, da solche die Verhältnisse

ungleich klarer erkennen lassen. In Fig. 16 und 17 auf Taf. XXXII ist die weite innere Öffnung des Urnierenganges von einer deutlichen, sich scharf abhebenden Wimperflamme ausgefüllt (*wf*), sie reicht, sich keilförmig verjüngend, eine kurze Strecke weit in das Rohr hinein. Nach der entgegengesetzten Seite zu verbreitert sie sich und führt schließlich zu den amöboiden Zellen (*wz*), mit denen sie zu verschmelzen scheint. Die einzelnen Cilien der Wimperflamme, oder, wie wir gleich sehen werden, der Wimperflammen, nehmen ihren Ursprung direkt aus den durch Losschnürung vom ektodermalen Rohr entstandenen amöboiden Zellen, die wir jetzt als Wimperzellen (*wz*) bezeichnen wollen. Die Cilien kann man sich durch direkte Differenzirung des Plasmaleibes einer solchen Zelle entstanden denken, indem ein Theil des Plasmas in eine große Zahl von Cilien zerfällt. Die gesammte Wimperflamme, wie sie sich in die Öffnung des Rohres einschiebt, ist aber nicht etwa das Produkt einer einzigen Zelle, sondern alle Wimperzellen nehmen an ihrer Bildung Theil und zwar derart, dass jede einzelne Zelle für sich einen Cilienbüschel entsendet und diesen den übrigen sich zugesellen lässt; so entsteht dann die starke Wimperflamme, der wir auf allen späteren Stadien begegnen.

Die Anordnung der einzelnen Wimperzellen um die innere Öffnung des Rohres ist eine sehr mannigfaltige und an keine bestimmte Ordnung geknüpft. Bald sehen wir sie dicht an die Öffnung angepresst (Fig. 19 auf Taf. XXXII, Fig. 25—27 auf Taf. XXXIII), bald weit davon abstehend (Fig. 20, 21 auf Taf. XXXII, Fig. 24, 25 auf Taf. XXXIII). Zuweilen ist die Entfernung ganz beträchtlich, so dass die Wimperflamme der betreffenden Zelle wohl kaum das Rohr ganz zu erreichen vermag (Taf. XXXIII, Fig. 24, 25). So ungeordnet die einzelnen Zellen aber auch zu liegen scheinen, sie bilden trotzdem einen festen, kontinuirlichen Verband. Stets sind sie nämlich durch eine feine Membran mit einander verbunden, welche den Innenraum der Urniere streng von der sie umgebenden Leibesflüssigkeit trennt. Diese verbindende Membran ist dadurch entstanden zu denken, dass die einzelnen Wimperzellen sich an ihren Rändern flach auszogen und mit einander verschmolzen, wodurch schließlich eine häutige, freilich je nach der Vertheilung der Wimperzellen stark gelappte Kappe zu Stande kommt, die sich an das eine kurze Zeit lang offene Rohr anlegt und so dieses wiederum gegen die umgebende Flüssigkeit abschließt. Ein offenes Rohr hat also nur ganz kurze Zeit bestanden, es ist die Zeit unmittelbar nach und während der Abschnürung, ent-

sprechend etwa den Stadien der Figg. 12—16 auf Taf. XXXII. Besonders deutlich tritt die Membran an der Abgrenzung der Wimperflammen selbst hervor, wie z. B. in Fig. 20 und 21 auf Taf. XXXII (*mb*), wo die Wimperflamme einer jeden Zelle, sich scharf abhebend, in einer besonderen Bahn verläuft, um dann gemeinsam zu enden. Ein etwas anderes Bild tritt uns in den Figg. 24 und 25 auf Taf. XXXIII entgegen, sie erläutern klar die Zusammensetzung der Wimperflamme aus einzelnen Theilen, dessgleichen die Lage der Wimperzellen nebst ihren verbindenden Membranen. So sehen wir in Fig. 24 eine untere Zelle deutlich einen Wimperbüschel entsenden und unmittelbar darüber eine zweite, welche in ganz ähnlicher Weise, unabhängig von ersterer, einen solchen entwickelt. Ein gleiches Verhalten bietet Fig. 25 dar, diese Figur kann zugleich als Erläuterung der Größenverhältnisse der Wimperzellen zu den sie umgebenden Mesodermzellen dienen. Ursprünglich waren beide von nahezu gleicher Größe, jetzt haben erstere die acht- bis zehnfache Größe der letzteren erreicht.

Nach dem bisher geschilderten Bau der Urniere hat man sich den Process der Exkretion zunächst etwa derart zu denken, dass durch die verbindende Membran hindurch ein Diffusionsstrom von der Leibeshöhle zum Binnenraume der Urniere stattfindet, und dass von hier die Produkte dieses Diffusionsstromes vermittels der Wimperflamme weiter befördert und in den innersten Abschnitt des Urnierrohres geleitet werden. Dass ein derartiger Vorgang stattfinden muss, beweist die Anhäufung von sich schwach färbender Flüssigkeit um das innerste Ende der Urniere, diese muss aus bereits chemisch veränderter Leibesflüssigkeit bestehen, da letztere in normalem Zustande niemals auch nur die geringste Farbenreaktion zeigt.

In dem Urnierengange selbst übernehmen nun die Wandungszellen die eigentliche Exkretion und zwar im Verlaufe des absteigenden Schenkels, d. h. dem innersten Drittel des Ganges. Wir müssen also jetzt die Umwandlungen, welche diese Zellen zum Theil schon während der weiter oben geschilderten Vorgänge durchgemacht haben, näher ins Auge fassen. Schon auf verhältnismäßig jungen Stadien, wie etwa Fig. 17 oder 18 auf Taf. XXXII (*ex*), bemerkt man in den Wandzellen das Auftreten heller Vacuolen, die von zuerst spärlichen, allmählich aber an Zahl und Größe zunehmenden Körnchen erfüllt sind. Von Herman'scher Lösung werden sie tief gebräunt, bei Sublimatkonservirung sind sie kaum sichtbar, daher auf einigen Zeichnungen nicht eingetragen. Es sind dies die abgelagerten

Exkretprodukte, die von den Zellen in flüssiger Form in Gestalt von Vacuolen aufgenommen, in der immer gesättigter werdenden Lösung schließlich als Krystalle ausschießen. Sie wurden bereits von GEGENBAUR bei Limax gesehen und genau beschrieben, dessgleichen von SARASIN bei Helix Waltoni. Ihre Gestalt und Anordnung verdient immerhin einiges Interesse. Sie liegen in der Regel der Wandung in kleinen Körnchen dicht an, während größere, rundliche Knollen mehr das Innere der Vacuolen erfüllen. Zuweilen sind sie sehr zierlich zu sternförmigen Gebilden angeordnet und erwecken dann den Eindruck feiner Krystalle, zuweilen bemerkt man eine Anlagerung in koncentrischen Streifen.

Das typische Verhalten zeigt ein Querschnitt nahe dem inneren Ende des Urnierenganges (Taf. XXXIIII, Fig. 29), wir treffen hier auf den ersten Blick die oben geschilderten Verhältnisse bei stärkerer Vergrößerung an. Aufmerksam machen möchte ich bei dieser Figur noch auf die Felderung der quer getroffenen Cilien der Wimperflamme zu einzelnen Bündeln. Offenbar entsprechen die durch feine Spalträume geschiedenen Felder je einer besonderen Wimperflamme.

Mit dem Wachsthum des ganzen Organs nehmen die Vacuolen an Größe stetig zu, sie weiten die Zellen stark aus und drängen ihre Kerne bei Seite, so dass diese oft in plattgedrückter Form einer solchen Vacuole anliegen. Ein immer weiter vorschreitendes Überhandnehmen dieses Processes führt schließlich zu dem Verfall und Untergang des Organs.

Bevor wir uns jedoch diesem selbst zuwenden, müssen wir die Betrachtung des Baues der beiden noch fehlenden äußeren Abschnitte nachholen. Am eigenthümlichsten verhält sich der mittlere Theil, d. h. also der horizontal verlaufende Schenkel. Auf einem jüngeren Stadium (Taf. XXXII, Fig. 23) ist bereits eine schwache Abflachung der Zellen dieses Abschnittes bemerkbar, diese schreitet weiter vorwärts und führt schließlich zu dem äußerst dünnwandigen Rohre, wie es Fig. 31 auf Taf. XXXIII darstellt. Diesen Bau behält der mittlere Theil während des ganzen Bestandes der Urniere bei, der Übergang aus den von Vacuolen erfüllten Zellen des inneren Schenkels in diese so stark abgeflachten Zellen vollzieht sich ganz allmählich, eben so wie nach der anderen Seite hin in den nach außen führenden dritten Schenkel. Der histologische Bau ist hier wiederum ein ganz anderer. Die Zellen sind hoch cylindrisch und besitzen zahlreiche, kleine Plasmavacuolen, was dem Ganzen einen streifigen oder wabigen Bau verleiht. Jedenfalls ist dieser Theil der

Urniere der massivste und stärkste (Taf. XXXII, Fig. 22, Taf. XXXIII, Fig. 30), er mündet mit einer großen, weiten Öffnung nach außen.

Es erübrigt uns nun noch, kurz die Rückbildung dieses Organs zu betrachten, welche mit dem 15.—16. Tage des Embryonallebens ihren Anfang nimmt. Die schon erwähnte Anschwellung der Exkretvacuolen führt zu einer mächtigen Ausdehnung der ganzen Urniere, so dass sie einen bedeutenden Raum an den Seiten des Eiweißsackes einnimmt. Die Exkretzellen schwellen zu einer ganz abnormen Größe an, ihr Plasma wird durch die Vacuolen fast ganz verdrängt, vereinzelt liegen hier und da noch Konkremente innerhalb derselben. Ein solches Bild stellt uns Fig 28 auf Taf. XXXIII dar. Schließlich schwindet das Lumen des Rohres ganz, indem die Zellen collabiren, und man findet alsdann bei älteren Larven an dieser Stelle nur noch unregelmäßige Haufen solcher blasigen, bei auffallendem Lichte im Leben opak erscheinenden Zellen, die endlich spurlos verschwinden. Schon in den alten Arbeiten von Van Beneden-Windischmann und Oskar Schmidt sind diese blasigen Haufen in treffender Weise an älteren Larven wiedergegeben, freilich ohne dass diese Forscher über die Natur dieser Gebilde ins Klare gekommen wären. Ganz ähnliche Bilder wie die meinigen geben in neuerer Zeit P. und F. Sarasin von der sich rückbildenden Urniere von Helix Waltoni.

Auch die Resorption des Ausführganges erfolgt unter ganz ähnlichen Erscheinungen, indem hier ebenfalls zuerst Vacuolenbildung auftritt, wie in Fig. 32 auf Taf. XXXIII an einem Stücke der Wandung desselben zu sehen ist. Während sich die blasigen Exkretzellen am längsten erhalten, gehen die Wimperzellen am frühesten durch eine allmähliche Auflösung zu Grunde.

Wir haben also, um obige Resultate kurz zusammenzufassen, in der Urniere ein rein ektodermales Gebilde vor uns, zu dem das Mesoderm auch nicht den geringsten Beitrag geliefert hat. Aus einer ektodermalen Einstülpung entstanden, differenzirt es sich durch eine Zellenabschnürung vom inneren Ende in eine Art modificirten Wimpertrichter und in einen röhrigen Theil, welch letzterer wiederum durch histologische Differenzirung sich in einen secernirenden Abschnitt und den Ausführgang scheidet. Der letztere seinerseits besteht aus zwei histologisch verschiedenen Theilen, einem inneren, der von abgeplatteten Zellen bekleidet, und einem äußeren, der aus hohen Zellen zusammengesetzt ist. Bei genügender Zurückverfolgung der Anlage dieses Organs stellt es sich also heraus, dass rein ektodermale Zellen hier einen Bau und eine

Funktion annehmen, die man bisher fast stets nur Mesodermzellen zuschreiben zu dürfen glaubte, und ganz demselben Verhalten werden wir später in noch auffallenderer Weise bei der Entwicklung der definitiven Niere begegnen. Für jetzt aber ist es zunächst unsere Aufgabe, zu sehen, wie sich die an anderen Mollusken, und zwar speciell Gastropoden, gemachten Beobachtungen zu diesen Befunden verhalten, und zwar wollen wir, von den nächsten Verwandten ausgehend, zu immer weiter entfernteren Gruppen fortschreiten.

In erster Linie hätten wir also den Stylommatophoren unsere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Das Urnierenrohr wird hier ganz allgemein als ektodermale Bildung in Anspruch genommen. FOL beschreibt die Stelle der Einstülpung richtig als zwischen Mund und Schalendrüse gelegen, jedoch der letzteren genähert. Weiter wurde die ektodermale Entstehung für Helix von MEURON nachgewiesen. Das innere Ende des Rohres wurde von den älteren Beobachtern als geschlossen betrachtet, so von GEGENBAUR bei Limax agrestis und Clausilia, dessgleichen von FOL bei verschiedenen Stylommatophoren, eine innere Öffnung mit Cilien dann aber für Helix von MEURON wahrscheinlich gemacht und für Limax von JOURDAIN nachgewiesen. Es ist sicher, dass diese innere Öffnung das allerdings offene Ende des Rohres ist, an welches sich aber dann noch die Membran der Wimperzellen anschließt.

Am deutlichsten wurde eine innere Öffnung bisher von P. und F. SARASIN an Helix Waltoni beobachtet. Letztere unterscheiden auch scharf von den Drüsenzellen einen rechtwinklig dazu gestellten Fortsatz, welcher eine innere Öffnung besitzt und Flimmern trägt. Sie nennen diesen Theil den Trichter, über seine Herkunft geben sie nichts an. Dieser Bau weicht zwar stark von der Urniere von Limax maximus ab, namentlich in Bezug auf Zahl und Lagerung der Trichterzellen, die allein meinen amöboiden Wimperzellen entsprechen können, aber eine ektodermale Entstehung gemäß der Lage am Ende des eingestülpten Rohres würde hier sehr plausibel sein und die eigenthümliche ektodermale Bildungsweise der Wimperzellen von Limax maximus erklärlicher machen. Anzunehmen, dass das von SARASIN dargestellte Stadium nur ein einzelnes, vorübergehendes Entwicklungsstadium wäre, entsprechend etwa der Stufe der beginnenden Abschnürung der Wimperzellen, daran hindern wohl die bereits reichlich vorhandenen Exkretvacuolen in den Exkretzellen, die eben ein bereits funktionsfähiges Organ voraussetzen.

Alle übrigen Beobachter nehmen diesen innersten Theil unbe-

denklich als Mesodermzellen in Anspruch, da sie stets von einem Mesodermhaufen sprechen, in welchem die Urniere enden soll, nur MEURON äußert bei Helix einen leichten Zweifel. Die Eintheilung in drei Theile aber, nämlich in Ausführgang, Exkretionstheil und Region der Wimperzellen, scheint für alle Stylommatophoren konstant zu sein, die beiden ersteren hat bereits GEGENBAUR bei Limax und Clausilia unterschieden, alle drei SARASIN bei Helix Waltoni, wie bereits oben erwähnt.

Anführen will ich hier noch, dass JOYEUX-LAFFUIE auch von Onchidium celticum innere Urnieren beschreibt, da diese Notiz in der neueren Litteratur übersehen worden zu sein scheint. Von einem runden, mit Konkrementen erfüllten Körper geht ein Strang ab, an dessen Ende Cilien sitzen, doch sind seine am lebenden Objekte gemachten Beobachtungen zu unsicher, um daraus weitere Schlüsse ziehen zu können.

An die Stylommatophoren schließen sich direkt die Basommatophoren an. Ich muss mich hier zunächst an FOL halten. Den ersten Ursprung der Urniere beschreibt dieser Forscher als eine Ektodermeinstülpung, die schließlich zur Bildung eines Rohres führt, in dem drei Abschnitte zu unterscheiden sind, ein innerer, röhrenförmiger Abschnitt, der bewimpert ist und in einer kleinen Zellenanhäufung mit sehr feinem Porus nach außen mündet, ferner ein stark aufgeblasener Theil, dessen Zellen mit Exkretbläschen und Konkretionen erfüllt sind, und schließlich ein Ausführgang, dessen Wandung von einfachem Epithel ausgekleidet ist und der direkt nach außen führt. Hiernach würden die Beziehungen zu der Urniere der Stylommatophoren leicht zu finden sein, der wimpernde Theil würde den Wimperzellen von Limax maximus entsprechen, der aufgeblasene Theil dem Exkretionstheil, und die Ausführgänge würden identisch sein.

Diesen Beobachtungen stehen nun diejenigen anderer Forscher, wie WOLFSON's, BÜTSCHLI's, RABL's und in neuerer Zeit v. ERLANGER's gegenüber, und zwar in ziemlich schroffer Weise. Die innere, bewimperte Röhre erkennen wir zwar auch bei diesen Forschern in ihren Hauptzügen wieder, sie ist in neuerer Zeit am genauesten von v. ERLANGER beschrieben worden, wonach am inneren Ende ein feiner Porus und eine deutliche Wimperflamme zu unterscheiden ist, die mittlere Partie aber wird von einer einzigen großen Zelle eingenommen, welche diesen von v. ERLANGER mit Ampulle bezeichneten Theil erfüllt. Kleine Granulae von Exkretstoffen sind in sie

eingelagert. Diese große Zelle würde also die sonst in großer Zahl entwickelten Exkretzellen vertreten.

Die Angaben über die Entwicklung der Urniere von Planorbis sind noch nicht genügend begründet. RABL leitet sie ganz aus dem Mesoderm ab, indem sie sich durch Aushöhlung einer großen und einiger kleinerer, später hinzutretenden Mesodermzellen bilden soll, v. ERLANGER will dies höchstens für den inneren Theil gelten lassen, den äußeren möchte er eher auf eine Ektodermeinstülpung zurückführen. Aus einer durchbohrten Zelle leitet auch WOLFSON die Urniere von Limnaeus ab, und zwar soll sich eine große Velarzelle unter das dorsale Velumende in die Leibeshöhle schieben. In ihrem Inneren bildet sich dann der Urnierenkanal aus.

Sehr schwach entwickelt erscheint die Urniere bei den Süßwasserprosobranchiaten, bei Paludina und Bythinia. Bereits BÜTSCHLI beobachtete dieselben bei Paludina, seine Resultate wurden dann von v. ERLANGER bestätigt und erweitert. Demnach ist ein innerer, mesodermaler Theil, der au seinem inneren Ende in Flimmerzellen ausläuft, und ein ganz kurzer, ektodermaler Ausführgang zu unterscheiden. Innere Öffnung und Exkretkörner fehlen. Einen ganz ähnlichen Charakter zeigt die Urniere von Bythinia, nur ist der Ausführgang bedeutend stärker ausgebildet.

Erwähnen will ich noch, dass RABL bei Bythinia den Bau der Urniere in ähnlicher Weise wie von Planorbis beschreibt, indem er auch hier von durchbohrten Zellen spricht, v. ERLANGER's Untersuchungen sprechen jedoch entschieden gegen eine solche Annahme.

Aus der SARASIN'schen Abhandlung über Bythinia ist nicht mit voller Sicherheit zu entnehmen, ob er bei der von ihm beschriebenen Urniere nur Theile des Velums vor sich hatte, oder ob beide Organe in seiner Darstellung mit einander vereinigt sind.

Wenden wir uns nunmehr zu den marinen Prosobranchiern, so ist für diese das Fehlen innerer, und das Auftreten äußerer Urnieren charakteristisch. SALENSKY beschreibt dieselben bei Calyptraea und Nassa als von Konkrementen erfüllte Kugeln an der Außenseite des Körpers, in ähnlicher Weise BOBRETZKY von Fusus, weiterhin BOUTAN von Fissurella. Bei Capulus besteht sie nach v. ERLANGER aus einer einzigen großen Ektodermzelle, jederseits hinter dem Velum. Die genaueste Beschreibung dieser Gebilde finden wir in der neuesten Arbeit von CONKLIN über Crepidula. Die äußere Urniere entsteht hiernach direkt aus Ektodermzellen,

welche große, später zusammenfließende, mit Konkrementen erfüllte Vacuolen in ihrem Inneren ausbilden, dann vom Ektoderm unterwachsen und schließlich abgeworfen werden. Wie bei den inneren Urnieren haben wir also auch hier vorübergehende Organe vor uns, die nach Vollendung ihrer Funktion vom Organismus als unbrauchbar abgestoßen werden. Direkte Beziehungen dieser äußeren Urnieren zu den inneren sind zur Zeit noch nicht vorhanden, wenn auch die vollständig ektodermale Entstehungsweise, wie ich sie für Limax maximus nachgewiesen habe und wie sie sich vielleicht allgemeiner durchführen lässt, für diese Frage von Bedeutung werden kann. Dass etwa Paludina und Bythinia eine verbindende Brücke darstellen, ist wohl kaum anzunehmen, da der einfache Bau der Urniere hier schließlich eher auf eine Reduktion zurückzuführen ist, zumal Konkremente, das deutlichste Zeichen eines aktiven Exkretionsorgans, hier gänzlich zu fehlen scheinen.

Am unklarsten sind die Angaben über die Urnieren der Opisthobranchier. Zunächst müssen wir hier die Angaben Mazzarelli's vorwegnehmen, wonach die Opisthobranchier zwei innere mesodermale, von Konkrementen erfüllte Urnieren besitzen, die keine Kommunikation mit der Außenwelt besitzen. Sie sollen aus zwei Mesodermhäufchen entstehen, die in ihrer Mitte eine Höhlung ausbilden, und eine farblose, mit gefärbten Konkrementen erfüllte Flüssigkeit enthalten.

Daneben findet sich nun noch ein zweites, meist unpaares, zuweilen aber noch paarig sich anlegendes (bei Umbrella nach Heymons) Organ, welches im Laufe der Zeit die verschiedenartigsten Deutungen erfahren hat und in neuester Zeit theils als Urniere (Heymons), theils als definitive Niere (Mazzarelli, v. Erlanger) betrachtet wird. Wir finden die Geschichte dieses seltsamen Organs bei Mazzarelli und Heymons zusammengestellt, ich verweise hier auf dieselbe, zumal eine sichere Entscheidung über diese Frage erst nach erneuten Untersuchungen über das spätere Schicksal dieses Organs möglich sein wird. Sein ektodermaler Ursprung scheint mir nach den Untersuchungen von Heymons sicher nachgewiesen zu sein. Zu Gunsten einer Deutung als Urniere spricht schließlich noch eine Beobachtung von Lacaze-Duthiers, wonach dieses Organ bei Bulla hydatis noch vor dem Ausschlüpfen der Larve rückgebildet und resorbirt wird. In seiner neuesten Publikation, die mir leider bis zum Abschlusse meiner Arbeit nicht zugänglich war, bleibt jedoch Mazzarelli auf seinem Standpunkte bestehen.

Mit Absicht habe ich die älteren Arbeiten von LANGERHANS, RAY LANKESTER und einigen Anderen hier nicht angeführt, da außerordentlich schwer ohne eigene Anschauung in diesen widersprechenden Angaben sich zurechtzufinden ist.

Von den übrigen Molluskengruppen kommen schließlich, was das Vorhandensein einer Urniere anbetrifft, noch die Lamellibranchiaten in Betracht. Ich glaube aber, dass jeder Versuch einer etwaigen Homologisirung bei unseren jetzigen Kenntnissen vollständig in der Luft schweben muss, zumal wenn wir den höchst sonderbaren, komplicirten Apparat betrachten, den neuerdings STAUFFACHER von Cyclas als Urniere beschrieben hat.

In einigen neueren Aufsätzen hat v. ERLANGER versucht, eine Eintheilung dieser Larvenorgane durchzuführen, indem er äußere ektodermale und innere mesodermale unterschied. Mir scheint diese Eintheilung, namentlich da sie auf der Ableitung von den Keimblättern beruht, etwas verfrüht. Über den Bestand der äußeren ektodermalen Urnieren kann zwar wohl kaum ein Zweifel bestehen, sie bilden ein scharf charakterisirtes Organ der marinen Prosobranchier. Die zweite Gruppe zerfällt nach v. ERLANGER in rein mesodermale, nur bei Opisthobranchiern beobachtete, und in zusammengesetzte, deren secernirender Theil mesodermal und deren Ausführgang mindestens zum Theil ektodermal ist. Betreffs der Opisthobranchier ist, wie aus den obigen Bemerkungen zu ersehen ist, die Frage noch nicht endgültig erledigt, und betreffs der zusammengesetzten Urnieren hoffe ich, dass es mir gelungen ist, zunächst wenigstens für einen Vertreter die rein ektodermale Herkunft mit Sicherheit nachgewiesen zu haben, während noch für keine einzige Form aus der Klasse der Pulmonaten die v. ERLANGER'sche Forderung sicher bewiesen ist.

Um endlich die Betrachtung der Urniere abzuschließen, sei mir gestattet, noch einen letzten Punkt, betreffend den histologischen Bau, hervorzuheben. Wimperflammen finden wir häufig als Endapparat eines Exkretionsorgans, namentlich bei Würmern. In einer neueren Bearbeitung des Exkretionsorgans von Bdellodrilus hat MOORE diesen Wimperflammen ebenfalls genaue Beachtung geschenkt, und die Übereinstimmung im Bau der Wimperzellen dieser so weit von einander entfernten Gruppen ist außerordentlich groß. Zunächst entsenden große Zellen im Wimpertrichter Cilienbündel von fast derselben Form und Größe wie in der Urniere von Limax maximus, dasselbe sehen wir weiter an den Wandzellen der Nierenkanälchen. Von einer näheren Beziehung dieser beiden Formen ist natürlich

keine Rede, es genügt mir hier, festgestellt zu haben, wie in weit entfernten Gruppen die gleiche Forderung einer bestimmten Leistung so überraschend ähnliche Gebilde hervorzubringen vermag.

II. Abschnitt. Die definitiven Organe.

An die Betrachtung der Larvenorgane schließen wir die Behandlung des Entwicklungsganges der definitiven Organe an. Ich halte es für besser, dabei jedes Organ einzeln zu betrachten, und nicht in einer Schilderung des allmählichen Werdeganges eines Embryos die successive Ausbildung der einzelnen Organe zu verflechten. In ersterem Falle ist es eher möglich, die Bedeutung und Eigenthümlichkeit der Entwicklung eines einzelnen Organs scharf hervorzuheben, ohne dass, wie ich glaube, das Bild des Embryos in seiner Gesammtheit dadurch dem Blicke entschwinden wird, da ich nach Möglichkeit Sorge tragen werde, den Beziehungen der einzelnen Organe unter einander in meiner Schilderung Rechnung zu tragen.

Wir beginnen mit der äußeren Ausbildung der Mantel- und Athemhöhle, schließen daran die noch mit den jüngsten Larvenstadien verknüpfte Entstehung der Schalendrüse an, und wenden uns dann den animalen Organen zu, um endlich mit den vegetativen den Beschluss zu machen.

1. Mantel und Lunge.

Das Mantelfeld ist in seiner frühesten Anlage durch eine Vorwölbung des Theiles angedeutet, auf dem die Schalendrüse ihre Entwicklung nimmt. Vom Fuße ist es durch eine Furche getrennt, nach oben und den Seiten geht es allmählich in die Kopfblase über (Taf. XXXII, Fig. 1, 3, 5). An Organen finden wir in dem Mantelfeld zunächst nur Schalendrüse und Enddarm. Ursprünglich ganz oder nahezu in der Mittellinie des Körpers gelegen, erfährt es im Laufe der Entwicklung eine Drehung nach der rechten Seite hin. Der untere Mantelrand bildet sich zuerst aus, indem der Rand des Schalenfeldes sich vorzuwulsten beginnt, verbunden zugleich mit einer Einsenkung des Epithels zwischen Schalendrüse und Eiweißsack. Diese Einstülpung, die wir in successiver Entwicklung in den Figg. 93—96 auf Taf. XXXV (*lhe*) dargestellt sehen, bildet die erste Anlage der Lungenhöhle. Die äußere Abgrenzung des Mantelfeldes vollzieht sich nun rasch derart, dass allenthalben der Rand sich aufzurollen und abzuheben beginnt. Zunächst bildet sich dorsal-

wärts ein Wulst aus, der, anfänglich nur als flache Erhebung angedeutet sich zipfelförmig auszieht und weit über die Nackenblase hinüberschiebt (vgl. Textfigg. 9—13 *mt*). Dieser Theil bildet später den ganzen vorderen Abschnitt des Schildes, in den sich die Schnecke zurückzuziehen vermag. Durch die Drehung des Mantelfeldes kommt der ventrale Wulst mit der Athemöffnung ganz auf die rechte Seite zu liegen, entsprechend der späteren normalen Lagerung. An den Seiten ist die Umfaltung bedeutend schwächer.

Wenden wir jetzt unsere Aufmerksamkeit wieder dem inneren Lungenraume zu. Wir verfolgten ihn bereits bis zu einer mäßig tiefen Einstülpung, die aus regelmäßigem kubischen Epithel besteht. Ihrer Lage nach befindet sich die Einstülpung auf diesem Stadium noch der Mittellinie des Körpers genähert, mit der Vorschiebung des Mantelfeldes erleidet aber auch sie eine Drehung nach rechts und zwar genau um 90°, so dass sie auf späteren Stadien vollständig an der rechten Seite des Embryos liegt. Schematisch deuten diese Drehung die Textfigg. 3—6 an.

Durch die Einrollung des Schalenfeldes wird die ursprüngliche Einsenkung zur Bildung der Lungenhöhle weiter ins Innere verlagert (Taf. XXXV, Fig. 95, 96), so dass wir also schon jetzt zwei Theile zu unterscheiden vermögen, nämlich die Mantelhöhle, hervorgegangen aus der sekundären Einrollung des ventralen Schalenfeldes, und die Lungenhöhle, die ihren Ursprung einer scharf ausgeprägten Einstülpung verdankt. Erstere behält stets ein kubisches bis cylindrisches Epithel bei und ist bestimmt, die Ausführgänge der einzelnen Organe aufzunehmen. So finden wir ganz zu äußerst in einem etwas abgesonderten Abschnitt von vorn kommend die rechte Urniere ausmünden, es folgen dann nach innen zu von hinten und oben kommend zunächst der Enddarm und schließlich der Nierenausführgang. Ganz im Inneren hätten wir dann noch die Lungenhöhle in die Mantelhöhle einmünden. Im Einzelnen vermag ich jetzt auf diese Gänge noch nicht einzugehen, es muss dies bei der Betrachtung der einzelnen Organe selbst geschehen. Auch genügen zum Verständnis ja wohl zunächst diese kurzen Angaben.

Wichtiger für uns sind jetzt die Veränderungen, die sich in dem inneren Zipfel der Lungeneinsenkung abgespielt haben. Dieser Theil beginnt nämlich unter starker Abflachung seines Epithels sich weit zwischen Schalendrüse und Eiweißsack vorzudrängen (Taf. XXXVI, Fig. 106 *lh*). Zugleich beginnt ein Lymph- oder Blutgefäß sich seitlich gegen dieses abgeflachte Epithel vorzubuchten (Taf. XXXIII,

Fig. 33 *lg*). Diese Vorwölbung legt sich sehr bald in Falten (Fig. 35 *lg*), die immer stärker werden und sich regellos verbindend die erste Anlage des Gefäßnetzes der Lungen bilden (Taf. XXXIII, Fig. 34 *lg* und *lf*). Die Lungenhöhle selbst gewinnt allmählich eine enorme Ausdehnung, sie erstreckt sich schließlich bis weit in die linke Körperhälfte hinüber und umschließt auf jüngeren Stadien von der vorderen, später auch von der ventralen Seite her den ganzen Organkomplex von Herz und Niere. Indem sie schließlich theilweise auch noch seitlich sich zwischen Schalendrüse und die eben genannten Organe eindrängt, wird vollständig der Zustand des erwachsenen Thieres erreicht, indem diese Mantelorgane wie ein in der Mantelhöhle aufgehängter Sack erscheinen.

Interessant ist bei der ganzen Anlage der Lungenhöhle die außerordentlich frühe Verbindung mit dem Gefäßsystem, wie sie sich durch die Faltenbildung kund giebt. Da die Lungenhöhle in der Regel von dem die Larve umgebenden Eiweiße erfüllt ist, so findet sicher schon früh hier ein Austausch des in demselben vorhandenen Sauerstoffes mit der Lymphflüssigkeit statt, ich werde hierauf nochmals bei der Besprechung des Gefäßsystems zurückkommen müssen.

Eben so werde ich auf das gegenseitige Verhältnis von Mantel- und Lungenhöhle später gelegentlich der Schilderung der Nierenausführgänge noch ausführlicher einzugehen haben.

Ganz allgemein legt sich bei den Pulmonaten die Lungenhöhle in Form einer Vertiefung des Ektoderms an, ich führe hier nur die Untersuchungen Fol's an. Auch Gegenbaur hat bei Clausilia bereits die Anlage der dünnen Lungenwandung beobachtet und ihr eine respiratorische Thätigkeit zugeschrieben.

Etwas anders stellt sich die Bildung der Mantelhöhle bei Paludina nach v. Erlanger dar. Hier entsteht zunächst nicht eine eigentliche Grube, sondern der Mantelrand umwallt einen Theil der Bauchwand, die sich dann erst vertieft und zu weiteren Umbildungen führt. An Stelle der Lunge treten hier in der Mantelhöhle die Kiemen als eine Reihe hohler Vorstülpungen der Wandung auf.

Der Mantel selbst entsteht in der Regel bei den Gastropoden als eine Aufwulstung des Randes der Schalendrüse, oder wie v. Erlanger bei Paludina will, gleichsam durch ein Umrollen der Schalendrüse nach außen. Die Schale kommt dann in die Mitte des Mantelfeldes zu liegen, eben so wie ja auch bei Limax die hier freilich innere Schale innerhalb des Mantelfeldes liegt. Bei Unterdrückung der Aufrollung der Schalendrüse kommt bei Limax der

dem Mantel entsprechende Schild durch eine besondere Faltenbildung der Haut zu Stande.

2. Schalendrüse.

Die Schalendrüse ist eines der am frühesten sich anlegenden Organe. Sie entsteht an der hinteren Körperseite über dem Fuße als eine zunächst kaum wahrnehmbare, weite, flache Vertiefung (Taf. XXXIV, Fig. 75 *sd*). Diese Vertiefung nimmt bald an Stärke zu und berührt schließlich nach innen das Entoderm. Nach oben grenzt sie direkt an das abgeflachte Epithel der Kopfblase, nach unten geht sie in das kubische Ektoderm über. Zwischen Entoderm und Ektoderm sich nach unten schiebend nimmt sie dann eine langgestreckte, ovale Form an, die von hinten nach vorn abgeplattet ist. Die einzelnen Phasen dieses Processes zeigen die Fig. 36—39 auf Taf. XXXIII und Fig. 77 und 79 auf Taf. XXXIV. Im Querschnitt (Taf. XXXIII, Fig. 40) tritt deutlich die abgeplattete Form hervor, das Lumen ist eng und seitlich ausgezogen. Zuweilen wird beim Abschnüren Eiweiß aus der Umgebung mit in die Schalendrüse eingeschlossen, das dann allmählich von den Zellen derselben resorbirt wird.

Bei der weiteren Ausbildung tritt an der bisher aus gleichmäßigem, kubischem Epithel bestehenden Wandung eine Differenzirung auf, indem die dem Entoderm anliegende, innere Wandung ihr hohes Epithel beibehält, während die vordere, dem Ektoderm zugekehrte sich stark abflacht. Zunächst weitet sich dabei das Lumen der Schalendrüse stark aus (Taf. XXXIII, Fig. 41), ein Process, der auf den folgenden Stadien sich noch schärfer ausprägt. In Fig. 42 und 43 ist die Abflachung der äußeren Wandung (*äuß.sd*) weiter vorgeschritten, sie erreicht einen so hohen Grad, dass die Kerne nur noch als kleine Höcker hervortreten. Bemerkenswerth ist, dass die Wandung sich dabei stets dicht an das Ektoderm anlegt, und wir gelangen so zu dem auffallenden Stadium, welches Fig. 44 auf Taf. XXXIII darstellt, wo die Schalendrüse vollständig mit dem Ektoderm, das sich ebenfalls an dieser Stelle sehr stark abgeflacht hat, verschmilzt, so dass eine Trennung beider Schichten hier stellenweise kaum möglich ist. Der ganze Process scheint darauf hinauszugehen, einen sekundären Durchbruch herbeizuführen, zu einem solchen kommt es jedoch thatsächlich nicht, nie habe ich wenigstens eine Spur eines solchen aufzufinden vermocht.

Mehr Bedeutung gewinnen die eben beschriebenen Vorgänge,

wenn wir sie mit ähnlichen Erscheinungen bei beschalten Formen, nämlich Clausilia und Succinea vergleichen. Nach den älteren Untersuchungen Gegenbaur's und den neueren F. Schmidt's schnürt sich nämlich hier ebenfalls die Schalendrüse ab und scheidet ein Schalenhäutchen aus, dann aber beginnt die Schalendrüse wieder mit dem Ektoderm zu verschmelzen und nach außen durchzubrechen, so dass die Schale frei zu Tage tritt. Bei Limax maximus sehen wir den rückläufigen Process nur bis zur Verschmelzung mit dem Ektoderm vor sich gehen und dann wieder umkehren. Da aus anderen Gründen schon die Nacktschnecken sicher von beschalten und gewundenen Formen abzuleiten sind, so scheint auch obiges Verhalten auf eine derartige Verwandtschaft, etwa mit Formen, die eben diesen sekundären Durchbruch zeigen, hinzudeuten. Vielleicht ist dieser Process noch allgemeiner verbreitet, da sich bei v. Ihering eine ähnliche Angabe über Helix findet, wo die Schale von einer frühe wieder einreißenden Zellenlage bedeckt sein soll, Fol freilich giebt für diese Art eine trichterförmige, sich nicht schließende Schalendrüse an, die sich in normaler Weise wieder ausstülpt.

Der Zustand, dass Schalendrüse und Ektoderm eng verschmolzen sind, erhält sich nicht lange, beide Schichten trennen sich wieder, indem die äußere Wandung der Schalendrüse abermals nach innen rückt (Taf. XXXIII, Fig. 45). Wir haben jetzt im Allgemeinen den definitiven Bau der Schalendrüse vor uns, eine weite Höhlung, die nach außen von einem stark abgeflachten, nach innen von kubischem Epithel begrenzt wird. Die Grenze beider Regionen ist scharf ausgeprägt, an ihr sind rings herum die Zellen etwas höher, so dass es scheint, als ob hier die Abscheidung des Schalenhäutchens, welche im Verlaufe der oben geschilderten Vorgänge sich vollzogen hat, besonders thätig wäre. Die Verdickung des Randes des Schalenfeldes ist auch bei den Formen mit offener und sich aufrollender Schalendrüse eine ziemlich konstante Erscheinung, es ist keine Frage, dass wir in der unteren Epithelschicht der abgeschlossenen Schalendrüse mit ihrem verdickten Rande das Homologon des ausgebreiteten äußeren Schalenfeldes der beschalten Formen vor uns haben, zumal wenn wir annehmen, dass der Versuch eines sekundären Durchbruchs weiter nichts als die Aufrollung der offen bleibenden Schalendrüse der meisten übrigen Mollusken darstellt.

Mit dem frühzeitigen Hinzutreten von Kalkablagerungen zu dem chitinösen Schalenhäutchen, das auf den aufgehellten Schnitten nur

schwer und in Bruchstücken zu sehen ist, ist die Entwicklung der Schale abgeschlossen.

Als eine besondere Bildung der Schalendrüse ist der von Bütschli zuerst bei Paludina beschriebene chitinöse Pfropf zu erwähnen, der sich nach Ray Lankester auch bei Neritina und Aplysia findet. Auch bei den Heteropoden ist nach Fol die Schalendrüse Anfangs von einer bräunlichen Masse erfüllt.

Eine Abschnürung der Schalendrüse finden wir schließlich vereinzelt auch in anderen Molluskengruppen, abgesehen natürlich von den Cephalopoden. Fol giebt für einen Pteropoden, Cymbulia, an, dass sich die Schalendrüse unter Abscheidung stark lichtbrechender Massen schließt, und dass sich dann darüber auf dem Ektoderm die Schale ausbildet, während die Schalendrüse selbst der Resorption anheimfällt.

3. Nervensystem.

Betreffs des Nervensystems kann ich mich ganz kurz fassen, da wir über die Entwicklung desselben bei Limax maximus bereits eine sehr ausführliche Arbeit besitzen, nämlich von A. P. Henchman, betitelt: The development of the nervous system in Limax maximus. Dazu kommt dann noch die Arbeit F. Schmidt's über das Nervensystem der Pulmonaten und eine ganze Reihe anderer Arbeiten über die verschiedensten Formen. So weit meine Untersuchungen reichen, kann ich die Resultate von A. P. Henchman vollständig bestätigen. Die beiden wichtigsten Momente sind die ektodermale Entstehung durch Auswanderung von Zellen aus dem Körperepithel und dann die getrennte Anlage und allmähliche Koncentration der einzelnen Ganglien um den Ösophagus.

Wenn ich der Vollständigkeit halber die Resultate der oben genannten Arbeit und meiner Nachprüfung kurz zusammenfassen soll, so entstehen die Cerebralganglien aus einer tiefen Einstülpung der Scheitelplatte (den Cerebraltuben), verbunden mit lebhaften Zellwucherungen des umgebenden Ektoderms. Die Pedalganglien bilden sich am frühesten aus, sie lösen sich als Zellwucherungen von der Ventralseite des Fußes los. Die Visceralganglien entstehen ebenfalls ektodermal, unmittelbar über der Pleuralfurche, beide liegen an der rechten und linken Körperseite, während das Abdominalganglion sich nahezu in der Medianebene, aber etwas später anlegt. Auch die Pleuralganglien entstehen aus dem Ektoderm, und zwar ebenfalls seitlich über der Pleuralfurche. Die Anlage der Buccalganglien

schließlich liegt beiderseits in dem Winkel zwischen Radulatasche und Ösophagus, des Riechganglions am Rande der Lungenhöhle. Durch Auswachsen der einzelnen Ganglienhaufen entstehen die verschiedenen Kommissuren und Konnektive, die sich bei fortschreitender Koncentration der Ganglien stark verkürzen.

Auf die Litteratur über das Nervensystem brauche ich hier nicht näher einzugehen, sondern verweise auf die oben angeführten Arbeiten, welche dieselbe ausführlich behandeln.

Betreffs einiger Details der Ganglienbildung siehe weiter unten in 4. Sinnesorgane. b. Hautsinnesorgane.

4. Sinnesorgane.

a) Tentakel.

Wir beginnen unsere Betrachtung mit den Tastorganen, den Tentakeln. Sie nehmen ihren Ursprung aus den Scheitelplatten, d. h. zwei mehrschichtigen Zellenplatten zu beiden Seiten des Mundeinganges (Taf. XXXII, Fig. 2 und 4 *sp*). Zu ihrer Bildung verbrauchen die Tentakel den größten Theil derselben, weiter gehen daraus die Cerebralganglien und Cerebraltuben hervor, sowie die gesammte vordere Kopfanlage. Die Differenzirung dieser Scheitelplatten ist bereits sehr genau von F. SCHMIDT beschrieben worden, ich kann die von ihm gemachten Beobachtungen in den meisten Punkten bestätigen und will sie hier kurz rekapituliren. Zunächst bildet sich der laterale, äußere Theil zum ersten Tentakel um, dann entstehen aus dem mehr median gelegenen Theile zweiter und dritter Tentakel. Die Anlage der beiden letzteren erfolgt bei Limax maximus nahezu gleichzeitig, indem sich zunächst ein einheitlicher Höcker bildet, der sehr bald in zwei Theile zerfällt. Hiermit stimmen auch die Beobachtungen FOL's überein. Die beiden vorderen Höcker wachsen allmählich zu den beiden Tentakeln aus, der dritte wandelt sich in die Mundlappen oder subtentakulären Lappen um.

Aus dem innersten Theile der Scheitelplatten entwickelt sich jederseits in Gestalt einer Reihe von Wülsten das SEMPER'sche Organ, welches zunächst in einiger Entfernung vom Munde verlaufend, sich diesem allmählich nähert und schließlich mit einem Kranze von Falten umgiebt.

b) Hautsinnesorgane.

Von P. und F. SARASIN wurden bei Helix Waltoni eigenthümliche Sinnesorgane beschrieben, die sich in typischer Ausbildung bei

Limax maximus wiederfinden. Sie liegen zerstreut fast am ganzen Körper, vor Allem am Fuße und den Scheitelplatten, hier namentlich in den Cerebraltuben. Aber auch sonst finden sie sich, wie z. B. an der Mantelfalte oder am Mundeingange. An der Oberfläche bilden sie in der Regel eine Grube, die zuweilen eine ziemliche Tiefe erreichen kann. Ihrem histologischen Bau nach bestehen sie aus einer centralen birnförmigen Zelle, die schalenförmig von einer Anzahl abgeplatteter Zellen umgeben ist. Letztere sind stets durch ihren heller gefärbten, scheibenförmigen Kern ausgezeichnet. Die große centrale Zelle ist in den meisten Fällen nur in der Einzahl vorhanden, der Längs- und Querschnitt des Organs lässt sie deutlich erkennen (Taf. XXXIII, Fig. 46, 47 *cz*), selten fand ich zwei oder gar mehrere, wie es bei Helix Waltoni die Regel ist. Ob die Hüllzellen nur als Stützzellen funktioniren, scheint mir zweifelhaft, da die feinen Sinnesstäbchen, die man mit starken Systemen zuweilen im Inneren der Sinnesgrube erkennt, direkte Beziehungen zu diesen sogenannten Stützzellen zu haben scheinen. Auch sind sie stets in der Mehrzahl vorhanden, während sie doch wohl nur in der Einzahl vorhanden sein dürften, wenn sie mit der birnförmigen Zelle in Verbindung ständen. Die Sinnesstäbchen selbst bestehen aus den fein ausgezogenen Spitzen der Stäbchenzellen, indem wahrscheinlich durch eine Art Cuticularisirung der Zellmembran ein der Zelle direkt aufsitzendes kegelförmiges Zäpfchen gebildet wird. Die histologischen Bestandtheile sind vielleicht derart zu deuten, dass die Hüllzellen oder Stäbchenzellen als die vorzüglich percipirenden Organe aufzufassen sind, während die centrale birnförmige Zelle den Reiz von diesen aufnimmt, also gleichsam als Ganglienzelle funktionirt.

Im Allgemeinen scheinen diese Sinnesorgane nicht die Ausbildung und Größe der entsprechenden Organe bei Helix Waltoni zu erreichen, nie sah ich solche von so großem Umfange wie sie P. und F. Sarasin für Helix Waltoni abbilden.

Auffallend ist die kurze Zeitdauer, während welcher diese eigenthümlichen Organe im Embryonalleben auftreten. Am 8. bis 9. Tage beginnen sie sich anzulegen und bereits am 12. Tage sind sie nur noch spärlich und schwer nachzuweisen. Sie verschwinden wieder spurlos aus dem Ektoderm und vielleicht dienen die folgenden Beobachtungen dazu, einiges Licht auf diese Erscheinung zu werfen.

Während ihres Auftretens ist die Bildung der Ganglienzellen durch auswandernde Ektodermzellen noch immer im Gange, und man

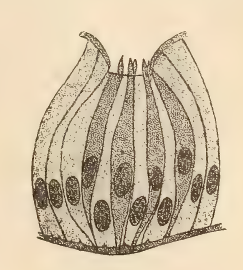
kann alsbald die eigenthümliche Beobachtung auf diesem Stadium machen, dass sie an der Bildung derselben Theil nehmen, indem unter Verlagerung des ganzen Organs in die Tiefe einzelne Zellen sich den Wucherungsstreifen der Ektodermzellen anschließen. Ich habe dieser Frage eine größere Aufmerksamkeit geschenkt und bin in der Lage, eine vollständige Serie dieser Auswanderung vorlegen zu können. In Fig. 48 auf Taf. XXXIII sehen wir, wie das Sinnesorgan sich erst wenig aus dem Epithelverbande heraus nach innen geschoben hat, auf Fig. 49 ist die Auswanderung bereits in vollem Gange. Deutlich kann man rechts noch zwei Zellen als die umhüllenden Stäbchenzellen an Färbung und Gestalt der Kerne erkennen (*stz*), während unmittelbar nach innen sich die birnförmige Zelle (*cz*) anschließt, die noch ganz ihr typisches Aussehen in dem großen Kerne bewahrt hat. Die übrigen Zellen haben bereits zu große Modifikationen erlitten, als dass man sie noch mit Sicherheit als Sinneszellen bezeichnen könnte, aber höchst wahrscheinlich gehörten auch sie diesem Sinnesorgan an. Fig. 50 auf Taf. XXXIII endlich zeigt die ganze Sinnesknospe auf dem Wege nach dem Pedalganglion, welches nur eine kurze Strecke davon auf demselben Schnitte noch in vollständig embryonalem Zustande liegt. (Bei allen drei Figuren handelt es sich um Sinnesknospen an der Ventralseite des Fußes.) Auf sämmtlichen drei Stadien ist noch die ursprüngliche Sinnesgrube als Vertiefung im Ektoderm zu sehen, auf dem ersten sogar noch die Sinnesstäbchen.

Erwähnen will ich noch, dass auch A. P. Henchman ein solches in der Auswanderung begriffenes Sinnesorgan darstellt, freilich ohne seine Bedeutung zu erkennen (l. c. Taf. VI, Fig. 72), sogar die Sinnesgrube und die große centrale Zelle ist in der Figur deutlich wahrzunehmen.

Dass sich gerade in den Cerebraltuben, die sicher später einen Theil des Nervensystems bilden und von Sarasin als alte, den Geruchsorganen der Anneliden entsprechende Sinnesorgane gedeutet werden, die fraglichen Sinnesknospen in größerer Anzahl finden, bildet eine weitere Stütze für diese Umwandlung von Sinneszellen in Ganglienzellen. Wir haben hier einen typischen Fall einer Substitution von Organen vor uns, wie sie von Kleinenberg zuerst in seiner Lopadorhynchus-Entwicklung aufgestellt und begründet worden ist.

Im Allgemeinen sind diese Sinnesorgane nur als rudimentäre zu bezeichnen, da von irgend einer Funktion innerhalb des den Embryo

umgebenden Eiweißes wohl kaum die Rede sein kann. Interessant ist es nun, dass bei den Vorfahren dieser wohl am Ende der ganzen Entwicklungsreihe stehenden Gruppe, den marinen Prosobranchiern, ganz ähnliche Gebilde im erwachsenen Zustande beobachtet wurden. B. HALLER fand bei Fissurella in der unteren Lateralwand der Mundhöhle becherförmige Organe, die aus einer Anzahl mehr oder weniger schmalen Sinneszellen und dazwischen liegenden Stützzellen bestehen. Die Sinneszellen tragen einen kurzen Fortsatz (s. Textfig. 1). Das ganze Organ liegt gewöhnlich in einer kleinen Grube versenkt und ist hier wohl als Geschmacksorgan zu deuten. Es genügt mir hier, festzustellen, dass also ähnliche wie die oben beschriebenen Sinnesorgane sich thatsächlich bei erwachsenen Prosobranchiern finden. Ist die eben von Fissurella angeführte Sinnesknospe ihrem Bau nach auch nicht identisch mit den embryonalen Sinnesknospen von Limax maximus, so ist die Übereinstimmung doch eine ziemlich weitgehende, in diesen oder ähnlichen Organen haben wir den Ausgangspunkt zu suchen. Als die frei umherschwärmende Larve ihr Schwärmstadium aufgegeben hatte und sich in besonderen Eihüllen entwickelte, da verlor das Sinnesorgan seine Bedeutung, es sank in die Tiefe und nahm an der Bildung des Nervensystems thätigen Antheil.



Textfigur 1.
Sinnesknospe aus der Mundhöhle von Fissurella. (Kopie nach B. HALLER.)

c) Otolithenblase.

Die Otolithenblase ist das am frühesten sich anlegende Sinnesorgan, sie entsteht an den Seiten des Fußes, ziemlich weit nach vorn zu, und zwar durch einen Wucherungsprocess von Ektodermzellen. Die Stelle der ersten Entstehung ist außerordentlich schwer mit Sicherheit festzustellen, da die Mesodermzellen noch dicht gedrängt den Raum innerhalb des Fußes erfüllen und eng dem Ektoderm anliegen. Die beiden ersten Figuren (Taf. XXXIII, Fig. 51 und 52) stammen von einer einzigen Schnittserie, auf der einen Seite ist die Otolithenblase bereits abgeschnürt und liegt als solides Bläschen noch innerhalb des Ektoderm, auf der anderen Seite ist sie gerade im Abschnüren begriffen, sein Zusammenhang mit dem Ektoderm ist vollkommen deutlich. Solche Unregelmäßigkeiten in der Entwicklung der Otolithenblase beschreibt FOL als konstant bei den Pteropoden,

er sieht darin den Ausdruck einer sich schon früh ausprägenden Asymmetrie.

Bald macht sich diese Anlage ganz vom Ektoderm frei, erhält im Inneren ein kleines Lumen und liegt nun frei dem Ektoderm als rundes Bläschen an (Taf. XXXIII, Fig. 53). Nach einiger Zeit beginnt es sich in das Innere zu verlagern und nach dem Pedalganglion hin zu wandern, bis es fest an dessen Seite anliegt, wo es auf späteren Stadien stets als dünnwandiges Bläschen zu finden ist.

Von einer Bildung von Otolithen habe ich bis zu den von mir untersuchten Altersstadien noch keine Andeutung aufzufinden vermocht.

Betreffs der Entwicklung der Otolithenblase stimmen im Allgemeinen die Angaben darin überein, dass sie vom Ektoderm abzuleiten ist, widersprechen sich aber zum Theil darin, ob sie auf eine Einstülpung oder eine Einwucherung zurückzuführen ist. Als ektodermale Einstülpung entsteht sie bei Limnaeus nach Wolfson, bei Paludina nach Bütschli und v. Erlanger, bei Bythinia ebenfalls nach v. Erlanger, bei den marinen Prosobranchiern nach Salensky, Bobretzky, Patten und Conklin. Für die Basommatophoren giebt dagegen Fol eine Entstehung aus einwandernden Ektodermzellen an, während Rabl bei Planorbis über ihre Bildung nicht ganz ins Klare kommen konnte, aber mehr dazu neigt, eine Einstülpung auch hier anzunehmen. Hier bei Limax maximus entstehen sie sicher durch Einwucherung, wie auch A. P. Henchman in ihrer Entwicklung des Nervensystems bereits angiebt, während Fol die Frage nicht zu entscheiden vermochte. Jourdain leitet im Gegensatze hierzu die Otolithenblase bei Limax aus einer Einstülpung ab, drückt sich jedoch nicht ganz bestimmt aus.

Aus dem mittleren Keimblatt leitet nur Fol die Otocysten bei den Pteropoden ab, und zwar aus dem Mesoderm des Fußes, das nach ihm aus einer direkten Abspaltung vom Ektoderm seinen Ursprung nehmen soll. Der Otolith entsteht in einer Zelle der verdickten oberen Wandung und fällt später frei in das Bläschen hinein. Bei den Heteropoden dagegen entsteht nach demselben Autor die Otolithenblase wieder aus einer Einfaltung des Ektoderms.

Die Abscheidung der Otolithen wurde außer bei den Pteropoden von Fol auch bei den Basommatophoren bereits beobachtet, dessgleichen von Rabl bei Planorbis und von Gegenbaur bei den Landpulmonaten.

d) Auge.

Als letztes Sinnesorgan bleibt uns schließlich noch die Betrachtung des Auges übrig. Dieses entsteht durch eine große, deutliche Einstülpung des Ektoderms, die an der Basis des ersten Tentakelhöckers liegt, und zwar an der Außenseite desselben, am hinteren, oberen Winkel. Die zunächst flache Einstülpung (Taf. XXXIII, Fig. 54) vertieft sich bald (Fig. 55) und schnürt sich schließlich ganz vom Ektoderm ab (Fig. 56). Das so gebildete Bläschen bleibt dicht unter dem Ektoderm liegen und ist oft in seinem Inneren von Eiweiß erfüllt, das mit der Abschnürung ins Innere gelangte.

Als weitere Differenzirung legt sich nun zunächst die Linse an, und zwar durch Ausscheidung von Seiten der umgebenden Wandzellen. Diese Ausscheidung ist leicht zu verfolgen, da das Produkt derselben auf HERMAN'sche Lösung, d. h. wohl auf die in derselben enthaltene Osmiumsäure, mit tiefschwarzer Färbung reagirt. Auf ganz jungen Stadien sieht man nun zuweilen nicht ein größeres Kügelchen, sondern eine Anzahl kleiner, an Größe verschiedener Tropfen, die durch Zusammenfließen die einheitliche Linse bilden (Taf. XXXIII, Fig. 58 [*l*]). Dass die einzelnen Kügelchen künstlich in Folge irgend einer Druckwirkung aus einem einzigen, größeren entstanden seien, ist bei der Unversehrtheit des umliegenden Gewebes kaum anzunehmen. Die Lage der Linse entspricht gewöhnlich der dem Ektoderm anliegenden Seite des Bläschens (Taf. XXXIII, Fig. 57). Das Ganglion opticum legt sich etwa auf demselben Stadium an, indem Zellen vom Cerebralganglion aus sich an die innere Wandung des Bläschens heranrücken (Taf. XXXIII, Fig. 57 *g.opt*).

Eine letzte Entwicklungsstufe des Auges, auf welcher der Bau desselben in seinen Hauptzügen vollendet ist, bietet ein etwas älteres Stadium, etwa vom 20. Tage, dar (Taf. XXXIII, Fig. 59). Zunächst haben sich die beiden Wandungen der Blase verschieden ausgebildet. Die innere Wandung ist zur Retina geworden, in ihr hat sich Pigment abgelagert, das also verhältnismäßig sehr spät auftritt, die vordere Wand bildet sich zum inneren Epithel der Cornea oder Pellucida (*ic*) um, indem die Zellen streng einschichtig bleiben, die Kerne an die Außenwand rücken und das Plasma sich aufhellt. Das äußere Epithel der Cornea (*äuß.c*) wird von dem Epithel des Tentakels gebildet. Zwischen den beiden Epithelschichten der Cornea zieht sich eine feine Schicht von Bindegewebszellen hin. Die Linse hat sich stark vergrößert, sie erfüllt den größten Theil

des Binnenraumes der Augenblase, ist stark lichtbrechend und besitzt eine eigenthümlich körnige, koncentrische Struktur im Inneren, die übrigens schon früh auftritt. Die feinsten Details der Retinadifferenzirung zu verfolgen, habe ich unterlassen, da dies wohl eher Aufgabe einer Specialuntersuchung ist.

Während sich diese Processe abspielten, ist das Auge von der Basis des Tentakels, wo es entstand, mit der weiteren Ausbildung desselben allmählich nach oben bis in dessen Spitze gerückt, wie auch FOL bereits richtig beobachtete. Vergleichen wir die Stelle der ersten Anlage hier bei Limax maximus mit der Lage des ausgebildeten Auges der Basommatophoren, so erkennen wir sofort, dass beide Stellen sich genau entsprechen, man stelle nur FOL's Abbildung eines älteren Embryos von Limax maximus neben einen ausgebildeten Embryo von Planorbis in RABL's Arbeit. Die Verhältnisse des Augententakels bei den Stylommatophoren lassen sich also entwicklungsgeschichtlich direkt aus denen der Basommatophoren ableiten.

Auch über die ektodermale Entstehung des Auges herrscht bei sämmtlichen Beobachtern kein Zweifel, und zwar wird fast stets eine Einstülpung angegeben. Nur FOL behauptet, dass bei den Basommatophoren die Augenblase durch Abspaltung vom Ektoderm entstehe, wogegen aber RABL bereits die Einstülpung bei Planorbis gesehen hat. Eben so giebt SALENSKY für Vermetus eine Bildung des Auges durch Delamination an, aber seine Abbildung auf Taf. XXIX in Fig. 20*B* lässt die Vermuthung zu, dass es sich um eine schräg getroffene Einstülpung handelt, da der Spalt in der sich loslösenden Anlage auffallend früh aufträte.

Die weitere Ausbildung des Auges, bestehend in der Abscheidung der Linse und in dem Auftreten von Pigment, ist von allen Forschern übereinstimmend geschildert worden, ich erinnere hier nur an GEGENBAUR (bei Limax), an FOL, an RABL (bei Planorbis) und an v. ERLANGER (bei Paludina). Nur WOLFSON giebt eigenthümlicherweise für Limnaeus einen ganz anderen Bildungsmodus der Linse an. Dieselbe soll hier eine metamorphosirte Zelle der Augenblasenwandung darstellen, entstanden dadurch, dass das Plasma einer Zelle unter Schrumpfung des Kernes homogen und stark lichtbrechend werde.

5. Darmkanal.

Als ersten Anfang der Differenzirung eines Darmkanals haben wir die Gastralhöhle anzusehen; an diesen entodermalen Theil

gliedern sich dann Vorderdarm einerseits und Enddarm nebst einem Theil des Mitteldarmes andererseits an, beide ihren Ursprung aus dem Ektoderm nehmend. Als Drüsen des Darmkanals treten weiterhin Speicheldrüsen und Leber auf, von denen erstere sich aus dem ektodermalen Vorderdarm ableiten, letztere aus dem entodermalen Theile des Mitteldarmes.

Das ursprünglich aus gleichmäßig hohem Epithel bestehende Entoderm zeigt sehr bald nach der Gastraleinstülpung eine Differenzirung, derart, dass die vordere, seitliche und obere Wandung eine sich rasch verstärkende Vacuolisirung der Zellen aufweist, hervorgerufen durch massenhafte Aufnahme von Eiweiß aus der Gastralhöhle, welches dann in Gestalt großer Vacuolen in den Zellen niedergelegt wird. Dieser Process beginnt unmittelbar nach der Gastrulation (siehe 1. Theil), der weitere Verlauf ist auf Taf. XXXIV, Fig. 74—77 zu sehen. Die Vacuolen werden allmählich so groß, dass sie die Kerne vollständig bei Seite drängen und von dem Plasma kaum noch eine Spur übrig bleibt. Die hintere Wandung behält ihr einfaches Epithel unverändert bei, es ist dies die Stelle, aus welcher der spätere Magen hervorgeht, während der ganze vordere in die Bildung der Leber mit eingezogen wird.

Mit diesem mittleren, entodermalen Theile verbinden sich nun, wie schon erwähnt, ektodermale Bestandtheile, die Vorderdarm, Theile des Mitteldarmes und Enddarm liefern. Schon auf sehr frühen Stadien bemerkt man, wie der vacuolisirte Theil, d. h. die Eiweißzellen, nicht mehr direkt in das Ektoderm am Blastoporus umbiegt, sondern dass eine Schicht einfachen Epithels sich ebenfalls nach innen zu schieben beginnt. Diese sekundäre Einstülpung stellt das Stomodaeum dar, aus ihr differenziren sich Mund, Radulatasche, Speicheldrüsen und der Ösophagus zum großen Theile. Die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm ist nicht leicht zu ziehen, betrachten wir daraufhin ein Stadium, wie es Fig. 63 auf Taf. XXXIV darstellt, etwas näher. An der später ventralen Wandung der Mundhöhle finden wir ein hohes Epithel, die erste Anlage der Radulatasche, welche sicher rein ektodermal ist. Die unmittelbar nach innen anschließenden Zellen sind bereits nicht mehr mit Sicherheit auf ihre Zugehörigkeit zu bestimmen, wir haben an dieser Stelle den unmerklichen Übergang beider Keimblätter vor uns. Anders ist es auf der gegenüberliegenden, später dorsalen Wandung. Hier heben sich die vacuolenreichen Entodermzellen durch einen scharfen Knick von den Ektodermzellen ab, wir haben hier mit ziemlicher Sicherheit die

scharfe Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm vor uns. Die dorsale Wandung des Ösophagus ist also rein ektodermaler Natur, die ventrale nur zum Theil, an den Seiten haben wir uns einen allmählichen Übergang dieser beiden extremen Fälle zu denken. Bei den Heteropoden ist nach Fol der ganze Ösophagus ektodermal, alle übrigen Beobachter vermögen die Grenze nur unbestimmt zu ziehen.

Ehe ich aber jetzt auf die speciellere Differenzirung der einzelnen Theile eingehe, will ich die erste Anlage des Darmes schildern, damit wir dann wenigstens der Anlage nach sämmtliche Theile des Darmtractus als geschlossenes Ganzes vor uns haben. Die Entwicklung des Darmes widerspricht so sehr den meisten bisherigen Angaben, dass ich dieser Frage eine große Sorgfalt gewidmet habe und viele Embryonen eigens zu diesem Zweck konservirt und geschnitten habe. Die weiter unten folgenden Resultate sind fast nur dadurch zu gewinnen, dass die Schnittrichtung aufs genaueste vorher bestimmt wird, und dass die Schnitte bei vollständigen Serien ziemlich dünn ausgeführt werden.

Auf sehr jungen Stadien tritt zwischen Fußhöcker und Schalendrüse eine kleine Einstülpung des Ektoderms auf (Taf. XXXIV, Fig. 73 *d.e*), die sich zunächst rosettenförmig ins Innere drängt (Fig. 74) und allmählich stark vertieft (Fig. 75). Das Lumen derselben ist sehr eng und nur bei sehr genauer Orientirung scharf und klar zur Anschauung zu bringen. Auf weniger gut orientirten Schnitten sieht man stets hier an dieser Stelle nur einen rundlichen Zellenhaufen, der weder zur äußeren noch zur inneren Körperwandung deutliche Beziehungen besitzt. Das nächstfolgende Stadium steht in vollem Einklange mit den bisherigen (Taf. XXXIV, Fig. 76). Die Einstülpung ist vollkommen klar zu sehen, die Abgrenzung gegen das Entoderm noch sehr scharf, aber die ganze Anlage drängt sich bereits etwas gegen dasselbe vor. Noch weiter ausgebildet ist dies in Fig. 77 und 79. In Fig. 77 ist das Lumen sehr eng, da die gegenüberliegenden Wandungen sich dicht an einander gelegt haben, aber deutlich ist der Umschlag beider Schichten in das Ektoderm zu beobachten. Ein nur wenig älteres Stadium stellt Fig. 79 dar, es besitzt im Inneren der Einstülpung ein weites Lumen, die Öffnung gegen das Ektoderm hat sich ganz verengt, die Abgrenzung gegen das Entoderm besteht noch in voller Schärfe. Ein überraschendes Bild zeigen uns die nunmehr folgenden Stadien. In dem Querschnitte auf Fig. 80 schnürt sich die Darmanlage unter Verlust der

äußeren Öffnung vom Ektoderm ab und tritt mit dem Entoderm in Verbindung. Die Verbindung mit dem Ektoderm wie Entoderm ist hier ganz gleichmäßig scharf ausgeprägt, nur dass wir auf der ektodermalen Seite die Endphasen eines Abschnürungsprocesses, auf der entodermalen Seite eine beginnende Verschmelzung zweier Schichten vor uns haben. Nach dem Ektoderm zu ist das Lumen abgerundet, nach dem Entoderm hin zieht es sich etwas in die Länge. Im Allgemeinen stellt sich die Darmanlage nunmehr als rundes, abgeschlossenes Bläschen dar, bis sie vollständig mit dem Entoderm verlöthet. Fig. 81 auf Taf. XXXIV zeigt diesen Process in der Vollendung, die Darmanlage (*d*) erscheint uns nunmehr als eine reguläre Ausstülpung des Entodermsackes, und doch ist ihre Bildung von ihm völlig unabhängig. Das Ektoderm zieht in kontinuirlicher Schicht darüber hinweg, bis auch hier auf bedeutend älteren Stadien ein sekundärer Durchbruch stattfindet, der zur Bildung des Afters führt.

Wir haben also bei Limax maximus den ganzen Darm vom After bis zur Einmündung in den Magen als ektodermales Gebilde aufzufassen, ein gewiss sehr auffallendes Verhalten. Es versteht sich von selbst, dass bei der Beurtheilung obiger Vorgänge die Anlagen der umliegenden Organe aufs genaueste mit berücksichtigt wurden, um jeden Irrthum auszuschließen. Dass die Stadien ihrem Alter nach in der angegebenen Reihenfolge sich an einander anschließen, kann man aus den Figuren selbst sofort an der Entwicklung der Kopfblase und Schalendrüse erkennen. Von den in der Nähe sich anlegenden Organen können auf den fraglichen Stadien nur Schalendrüse und Urnieren in Betracht kommen. Für die Längsschnitte brauche ich nur die Urniere zu diskutiren, da die Schalendrüse ja stets auf dem Schnitte selbst zu sehen ist. Die Urniereneinstülpungen liegen ganz seitlich, sie können auf einem genauen Medianschnitte unmöglich getroffen werden und sind zudem stets zu beiden Seiten auf den betreffenden Serien nachweisbar. Dasselbe gilt natürlich auf den Querschnitten für die Schalendrüse, die auf allen Serien scharf von der unmittelbar darunter liegenden Darmanlage zu trennen ist.

Die Deutung als einfache Ektodermfaltung, bedingt durch das übrigens auf diesem Stadium nur äußerst schwache Wachsthum des Fußes, ist ebenfalls ausgeschlossen. Einmal könnten allerhöchstens Schnitte, wie sie Fig. 75 und 76 darbieten, zu einer solchen Deutung verleiten, und dann lehrt ein näheres Studium der Serien, dass das Lumen auf diesen Stadien nicht etwa sich flach ausziehend verläuft, wie es bei einer bloßen Falte der Fall sein müsste, sondern dass

sofort auf den nächsten Schnitten seitliche Wände es begrenzen, dass wir also eine regelrechte, tief eingesenkte Grube vor uns haben. Die tiefe Furche, wie sie bei bedeutend älteren Embryonen zwischen Fuß und Mantel auftritt (siehe Textfig. 9, 10), beschreibt auf den jüngeren Stadien nur eine flache Kurve (siehe Fig. 5 auf Taf. XXXII) und ist auf noch jüngeren Stadien überhaupt kaum ausgeprägt (vgl. Fig. 77, 79, 81 auf Taf. XXXIV).

Nachdem wir nunmehr die Anlage des Darmtractus in seinen Hauptbestandtheilen kennen gelernt haben, wenden wir uns einer Sonderbetrachtung der Differenzirung der einzelnen Theile zu und beginnen mit dem Vorderdarme.

Das Verhältnis beider Keimblätter in Bezug auf ihre Betheiligung am Aufbau des Vorderdarmes ist bereits besprochen. Die dorsale, ektodermale Wandung der Mundhöhle beginnt sich in einer eigenthümlichen Weise umzubilden, indem sie in ihrer Mitte einen bis in den Ösophagus hinein verlaufenden, langgestreckten Wulst bildet. Am deutlichsten ist er auf Querschnitten zu erkennen (Taf. XXXIII, Fig. 60). Die mittleren Zellen dieses Wulstes, der nach vorn sich bis auf die Außenseite des Embryos fortsetzt, beginnen stark zu vacuolisiren und sind dicht mit feinen Cilien besetzt, deren Aufgabe es ist, das Eiweiß in die Mundhöhle und von da in den Ösophagus zu befördern. Dieser Wimperwulst erhält sich ziemlich lange und macht erst später einem regelmäßigen Epithel Platz.

Dieser bewimperte Vorsprung längs der Dorsalwand der Mundhöhle ist für alle Stylommatophoren charakteristisch (Fol, F. Schmidt). Dass derselbe nichts mit einem rudimentären Velum zu thun hat, wie v. Ihering bei Helix annimmt, ist wohl sicher festgestellt, zumal sich bereits bei den Wasserpulmonaten, also Formen mit deutlich erkennbarem Velum, ähnliche Bildungen zur Beförderung des Eiweißes in den Mund finden. So liegt bei Planorbis (nach Rabl) längs der Dorsalwand der Mundhöhle eine einfache, körnchenreiche Zellenreihe, die mit dicken Flimmern besetzt ist, also sehr wohl mit dem fraglichen Wulste bei den Landpulmonaten in Parallele zu setzen ist. In ähnlicher Weise spricht Fol bei den Wasserpulmonaten von drei Cilienreihen, die vom Außenrande der Mundhöhle konvergirend dem Ösophagus nach innen zustreben. Auch bei den Pteropoden erwähnt derselbe Autor einen freilich sehr bald wieder schwindenden dorsalen Wulst im Ösophagus.

Um nochmals auf das Velum zurückzukommen, so fehlt also bei Limax maximus jede Spur desselben, während bei Helix

nach FOL sich noch ein letzter, ganz rudimentärer Rest erhalten haben soll. Es liegt in der Höhe des Mundes und zieht als bewimperter Vorsprung vom Munde zur Schalendrüse.

Ein zweites sich in der Mundhöhle anlegendes Organ ist die Radulatasche. Die erste Andeutung derselben besteht in einer beträchtlichen Verdickung der hinteren Wand des Stomodäums (Taf. XXXIV, Fig. 63 *rt*). Diese Verdickung vertieft sich bald zu einer Einstülpung (Taf. XXXIV, Fig. 77 und 64), die unter Verengung ihres Lumens bedeutend nach innen wächst (Fig. 65). Als zweiter Bestandtheil treten an diese Einstülpung Mesodermzellen heran und lagern sich fest an. Sie sind bestimmt, die muskulösen Bestandtheile der Radulatasche zu bilden und nehmen sehr schnell an Zahl zu, so dass sie eine mächtige Hülle um die ektodermale Tasche bilden (Taf. XXXIV, Fig. 64—68). Die Differenzirung der einzelnen Theile der Radulatasche erfolgt durch einen etwas komplicirten Faltungsprocess. Den Verlauf dieser Faltungen stellen die Fig. 66—70 dar. Zunächst wölbt sich die vordere Wandung stark in die Mundhöhle vor und bildet so die erste Anlage der Zunge (*Z*). Ihr späterer, stark muskulöser Bau tritt schon hier in Gestalt des mächtigen Mesodermhaufens hervor, der sie vollständig erfüllt. Die hintere Wandung zeigt eine schwache Faltung (Fig. 68), die sich auf den Stadien der Fig. 69 und 70 stärker ausbildet und zur Trennung der Radulascheide von einer darüber gelegenen Einfaltung, der Subösophagealfalte (*soe*), führt. Schließlich tritt vor und unter der Zunge noch eine letzte Faltung auf (Fig. 70), welche eine ventrale Tasche der Pharyngealhöhle darstellt, die sogenannte Sublingualfalte (*slf*). Diese letzteren Taschen sind namentlich auf Frontalschnitten durch das ganze Organ deutlich zu erkennen (Taf. XXXIV, Fig. 71, 72). Fig. 71 entspricht etwa dem Stadium von Fig. 69, der Schnitt führt von der Zungenscheide quer durch die Zunge schräg nach oben vorn und trifft so zuletzt die Mundhöhle mit dem dorsalen Wimperwulst und den noch schwach angedeuteten, seitlichen Sublingualfalten. Dagegen entspricht Fig. 72 dem Sagittalschnitte von Fig. 70. Alle Theile sind hier wie dort vollständig ausgebildet. Die Schnittrichtung ist ungefähr dieselbe wie in Fig. 71. Zu hinterst treffen wir die Zungenscheide (*zsch*) mit der angeschnittenen dorsalen Wandung derselben, dann stoßen wir auf die innere Epithelbekleidung der Zunge, welche die Radula trägt, alsdann auf die muskulöse innere Zellenmasse derselben, in der sich bereits eine histologische Differenzirung bemerkbar macht, die wahrscheinlich zur Bildung des

Zungenknorpels (*zk*) führt. Auf die muskulöse Masse folgt die äußere Epithelbekleidung der Zunge und schließlich die Mundhöhle mit den beiden tief eingesenkten Sublingualfalten (*slf*) zu beiden Seiten und dem Wimperwulste in der dorsalen Wandung.

Nachholen muss ich jetzt noch, um den Bau der Radulatasche zu vollenden, die Entwicklung der Radula selbst. Diese legt sich schon früh als feines, hellglänzendes Häutchen an, welches die ventrale Wandung der Radulatasche bekleidet. An ihrer Ausscheidung nimmt sicher die ganze ventrale Wandung Theil, da von einer Specialisirung einzelner Zellen auf den jüngsten Stadien noch nichts zu sehen ist. Sehr lange lässt dieselbe freilich nicht auf sich warten, in Fig. 67 auf Taf. XXXIV, welche ein immerhin noch recht junges Stadium darstellt, treten einzelne Zellen im Grunde der Radulatasche durch ihren größer und heller gefärbten Kern gegenüber den anderen deutlich hervor (*od*). Ihre Zahl ist nicht ganz leicht zu bestimmen, doch sind es gleich im Anfange vier oder fünf. Auf den jüngsten Stadien ist mir ihre Differenzirung nur durch Konservirung mit HERMAN'scher Lösung und Färbung mit HEIDENHAIN's Hämatoxylin gelungen. Auf den übrigen Figuren treten sie in Folge der schwachen Vergrößerung kaum hervor. Diese Odontoblasten übernehmen nun den weiteren Aufbau der Radula, den ich nicht im Einzelnen verfolgt habe, da dies eine Specialuntersuchung erforderte, die nicht im Rahmen dieser Arbeit liegt.

Über die Bildung der Radula besitzen wir zudem bereits eine ganze Anzahl von Arbeiten, sowohl anatomischer wie entwicklungsgeschichtlicher Art. Entwicklungsgeschichtlich besonders untersucht ist die Radula von Paludina vivipara von J. BLOCH. Derselbe fand ebenfalls, dass die erste chitinöse Anlage auf einer Ausscheidung der gesammten ventralen Zellenlage der Radulatasche beruht, und dass erst später die Exkretzellen sich auf den hinteren Theil der Radulatasche koncentriren, von wo dann die weitere Ausbildung der Radula vor sich geht, zunächst durch eine Anlagerung von Substanz an die bereits vorhandene, und dann durch ein Vorwärtsschieben der ganzen Anlage, verbunden mit der Bildung der einzelnen Zähnchen. Betreffs des weiteren Aufbaus verweise ich ganz auf die Arbeit J. BLOCH's, da ich, wie gesagt, diese Verhältnisse nicht näher untersucht habe.

Am erwachsenen Thiere ist die Bildung der Radula schon viel früher untersucht worden. Auch hier kann ich nur kurz auf einige Arbeiten verweisen, wie diejenige von RÜCKER, der als einer der

Ersten die Odontoblasten als Bildungsstätte der Zähnchen und Basalmembran erkannte, und dann vor Allem auf die umfassende Arbeit von Rössler, der seine Untersuchungen über verschiedene Molluskenklassen ausdehnte und den Unterschied zwischen solchen mit nur wenigen, großen Odontoblasten (Pulmonaten, Opisthobranchier) und solchen mit sehr vielen schmalen Odontoblasten aufstellte (Prosobranchier, Placophoren, Heteropoden, Cephalopoden).

Zum Schlusse dieses Abschnittes will ich noch bemerken, dass hinter der Radulatasche auf eine kurze Strecke hin im Ösophagus ähnlich vacuolisirte Zellen auftreten, wie sie der dorsale Wimperwulst zeigt. Sie sind auf einzelnen Figuren angedeutet (Taf. XXXIV, Fig. 64, 65, 68).

Die Bildung des Oberkiefers habe ich bis zu den von mir untersuchten Stadien noch nicht beobachten können, Gegenbaur beschreibt den Bildungsprocess desselben bei Limax agrestis als eine Verhornung von Cylinderzellen. Eben so spricht Leydig bei Paludina von einem Verhornungsprocess bei der Entstehung der seitlichen Kiefer dieses Prosobranchiers.

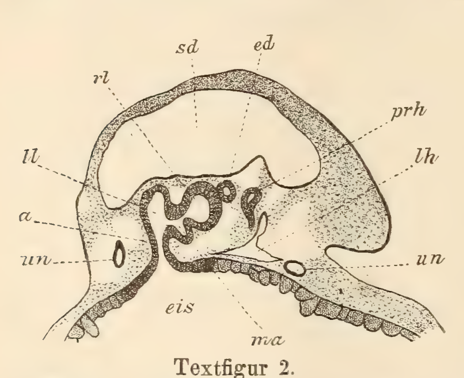
Als ein letztes Organ der Mundhöhle haben wir schließlich noch die Speicheldrüsen anzusehen, die ihre Entstehung jederseits aus einer Einstülpung der Mundhöhle oberhalb der Radulatasche nehmen (Taf. XXXIII, Fig. 61 *spei*). Sie senken sich schnell in die Tiefe und wachsen dem Ösophagus entlang nach hinten, der Mundmasse als einfaches Rohr eng anliegend (Taf. XXXIII, Fig. 62). Durch Verästelung dieses einfachen Rohres nähern sie sich dann im Laufe der Entwicklung ihrem späteren, stark gelappten Bau.

Aus der Mundhöhle gelangen wir durch den Ösophagus, der sich von seiner ursprünglichen, kurz gedrungenen Form zu einem langen, engen Schlauche ausgezogen hat (Taf. XXXIV, Fig. 64—66) und dicht unter dem Entoderm hinzieht, in den Eiweißsack. Wir hatten denselben Eingangs als den ursprünglichen Entodermsack verlassen und wenden uns jetzt seiner weiteren Differenzirung zu, die zur Bildung des Magens und der Leber führt.

Zur Erläuterung der ersten Umwandlungsprocesse möge Fig. 5 auf Taf. XXXII dienen, welche nicht etwa ein Kombinationsbild, sondern einen einzigen, glücklich geführten Schnitt darstellt. Wir sehen, wie die Mundhöhle mit der Radulatasche durch den Ösophagus in den weiten mit Eiweiß erfüllten Entodermsack führt, der seinerseits durch eine enge Öffnung in den scharf abgesetzten, ektodermalen Mittel- und Enddarm übergeht. Uns interessirt jetzt zunächst nur

dieser mittlere, entodermale Theil. Oben wurde schon erwähnt, dass wir zwei Theile hieran scharf zu unterscheiden haben, die histologisch sehr different gebaut sind, einen hinteren, der aus normalem kubischen Epithel besteht, und einen vorderen, an Größe weit überwiegenden, dessen Zellen vollkommen von Eiweißvacuolen erfüllt sind. Der hintere Theil beginnt sich nun durch eine rings verlaufende Furche von dem vorderen abzusetzen, wobei ersterer sich zugleich nach hinten in die Länge zieht. Während dieses Verhalten in Fig. 5 auf Taf. XXXII noch wenig angedeutet ist, ist es auf dem etwas älteren Stadium von Textfig. 9 bereits scharf ausgeprägt, deutlich ist ein hinterer Magenabschnitt, in den der Ösophagus mündet, von dem vorderen Eiweißsack zu unterscheiden. Die Einmündung des Darmes in den Magen ist hier nicht getroffen.

Wenn ich eben vom Magenabschnitt sprach, so ist dies nur mit einer gewissen Beschränkung hinzunehmen, denn nur zum kleinsten Theile liefert dieser Abschnitt den wirklichen, späteren Magen, zum größeren Theil nimmt auch er an der Bildung der Leber Theil. Auf Schnitten durch dieses Stadium trifft man den Magenabschnitt höchst eigenthümlich gefaltet. Bei genauerem Studium lassen sich diese Falten stets auf zwei Ausstülpungen des ursprünglichen Magenabschnittes zurückführen, nämlich auf eine rechts gelegene (*rl*), die sich etwas dorsalwärts verschiebt, und eine links gelegene (*ll*), die sich mit ihren vorderen Rändern direkt in den Eiweißsack fortsetzt (Textfig. 2). Wir haben also bis jetzt eine Sonderung in drei Theile vor uns, der mittlere bildet den Magen, der rechte den späteren rechten Leberlappen, der linke den linken hinteren Leberlappen. Den Zerfall des linken Lappens in zwei Theile, einen vorderen und hinteren, können wir entwicklungsgeschichtlich auf zwei getrennte Anlagen zurückführen, in so fern der hintere Lappen eben aus dem ausgestülpten Magenepithel, der vordere aus dem umgewandelten Epithel des Eiweißsackes hervorgeht.



Textfigur 2.

Frontalschnitt. Anlage der beiden Leberlappen. Die Kommunikationsstelle zwischen linkem Leberlappen (*ll*) und Eiweißsack bei *a* von einem wenig entfernten Schnitte hinzu kombinirt. Erklärung der Bezeichnungen siehe am Schlusse p. 659. II. A.

Wir wollen nunmehr die Ausbildung dieser Verhältnisse an einer Reihe von Sagittalschnitten noch näher erläutern. Anfänglich ist es nicht leicht, die drei Abschnitte, um die es sich handelt, scharf aus einander zu halten, aber bereits in Textfig. 10 (p. 619) sehen wir deutlich die Ausstülpung des linken, hinteren Leberlappens (*hll*), während der rechte überhaupt nicht getroffen ist, und der Eiweißsack noch in den Magenabschnitt mündet, in welchen, von unten kommend, auch der Ösophagus führt. Allmählich schiebt sich nun der linke Lappen immer weiter nach links, er nimmt die Kommunikationsstelle mit dem Eiweißsacke, die ursprünglich dem eigentlichen Magensacke angehörte, mit der allmählichen Trennung von demselben völlig in sich auf, diese Verbindungsstelle liegt also jetzt nicht mehr in der Medianebene des Körpers, wie es ursprünglich der Fall war, sondern seitlich auf der linken Körperseite (Textfig. 11 und 2). Der rechte Leberlappen hat sich inzwischen ebenfalls nach links oben verschoben und kommt so dorsalwärts über den Magen zu liegen, wie wir in Textfig. 12 (*rl*) sehen, wo in den mittleren Magenabschnitt von oben der rechte, von unten der linke Leberlappen mündet, letzterer deutlich seine beiden Abschnitte erkennen lassend. Vielleicht können zum besseren Verständnis dieser sehr komplicirten Verhältnisse noch die Textfigg. 5—7 (p. 615) herangezogen werden, welche die oben geschilderten Vorgänge schematisch in toto erkennen lassen. Die beigefügten Bezeichnungen machen wohl eine nochmalige Erläuterung überflüssig.

Also, um das Obige kurz zusammenzufassen, nicht allein die vacuolenreichen Zellen des Eiweißsackes bilden die Leber, wie bisher meist behauptet wurde, sondern umfangreiche Theile des Magenabschnittes werden mit zur Bildung derselben herangezogen. Und es ist in der That von vorn herein sehr unwahrscheinlich, dass die so außerordentlich stark umgewandelten Eiweißzellen sich wieder in das einfache, mit zunächst ganz mäßig großen Vacuolen erfüllte Epithel der Leber umwandeln sollten, zumal dieselbe im Körper der Schnecke bald einen so gewaltigen Umfang annimmt, wie wir sie beispielsweise in Textfig. 13 sehen. Dazu bedarf es eines noch wenig differenzirten, umbildungsfähigen Zellenmaterials, und dieses finden wir eben in dem ursprünglichen Magenabschnitt. Betreffs des histologischen Baues dieser einzelnen Theile möchte ich noch auf Fig. 35 auf Taf. XXXIII hinweisen, wo wir Eiweißzellen (*eis*), Magenzellen (*ma*) und Leberzellen (*rl*) neben einander sehen, die beiden letzteren besitzen noch vollkommen übereinstimmenden Bau.

Die doppelte Einmündungsstelle der Leber erhält sich noch bis auf späte Stadien, allmählich rücken sie an einander, aber selbst im erwachsenen Thiere sind die einzelnen Lappen bis dicht an ihre Mündung von einander geschieden, wobei freilich die beiden linken Lappen stets enger zusammenhängen, wie sie ja auch schon früh gemeinsam einmünden.

Die Funktion der Leber ist um diese Zeit noch genau dieselbe wie diejenige des Eiweißsackes, der allmählich ganz in sie übergeht, d. h. sie verarbeitet das Eiweiß, welches ihr ganzes Lumen erfüllt. Demgemäß ist auch der Bau ihrer Zellen noch genau derselbe, wie der früheren Eiweißzellen, nur ist die Vacuolenbildung nicht so extrem entwickelt. Man könnte sagen, dass die ganze Leber auf diesem Embryonalstadium in allen ihren Theilen noch als selbstthätig verdauendes Organ funktionirt, während der eigentliche Magen nur einen verhältnismäßig geringen Raum einnimmt.

Auf die Umwandlungen, welche die Leberzellen nach dem Ausschlüpfen des Embryos eingehen, um zu ihrem definitiven Bau sich herauszubilden, kann ich hier noch nicht eingehen, ich muss die Schilderung dieser Processe ebenfalls dem dritten Theile vorbehalten.

Die Besprechung der Litteratur über diesen Abschnitt will ich hier gleich einschieben, damit die Vergleichspunkte noch völlig gegenwärtig sind. Ziemlich übereinstimmend wird angegeben, dass Magen und Leber sich aus dem ursprünglichen Entodermsack entwickeln, derart, dass aus einem vorderen, vacuolisirten Theile sich die Leber, aus einem hinteren, mit einfachem Epithel ausgekleideten der Magen bildet. Beide scheiden sich durch eine Verengung, die zwischen ihnen auftritt, die Leberlappen bilden sich durch Theilung des vorderen Sackes und erleiden dann Verschiebungen, welche das Auftreten der Windung des Körpers mit sich bringt. So wird die Entwicklung angegeben von Fol, Jourdain und Anderen bei den Pulmonaten, von Rabl bei Planorbis, bei Paludina und Bythinia von Bütschli und v. Erlanger, etc.

Uns interessirt hier speciell die Leberbildung. Meist wird eine direkte Umwandlung des Eiweißsackes in dieselbe angegeben, aber doch sind auch einige entgegenstehende Beobachtungen vorhanden. So entspricht sicherlich die »glande hépatique annexe«, welche Jourdain für Limax beschreibt, und die einen besonderen Ausführgang hat, dem rechten Leberlappen von Limax maximus. Weiter spricht Wolfson bei Limnaeus direkt von einer Entstehung der Leber aus zwei kleinen Blindsäcken des Magens, der Eiweißsack

hat nichts mit ihrer Bildung zu thun, er wird resorbirt. Genau dieselben Beobachtungen finden wir für dasselbe Objekt bei RAY LANKESTER.

Auch bei den Pteropoden (Cavolinia, Hyalaea) geht nach FOL die Leber durchaus nicht etwa aus dem Eiweißsack hervor, sondern dieser verschwindet in vielen Fällen nahezu vollständig und aus Ausstülpungen des Magenepithels gehen zur Zeit der Metamorphose besondere Lebersäcke hervor. Bei den Heteropoden dagegen nimmt nach demselben Autor der Eiweißsack wieder vollen Antheil an der Leberbildung.

Theile des Magens scheinen auch bei Bythinia nach v. ERLANGER an der Bildung der Leber Theil zu nehmen, der eigentliche Eiweißsack bildet nur den vorderen Lappen, der hintere Lappen steht in engerer Beziehung zum Magen, er geht aus einer gemeinsamen Anlage mit ihm hervor. Der vordere zerfällt alsdann in zwei Lappen, so dass hierdurch die Dreilappigkeit ebenfalls erreicht ist. Die sogenannten Dotterzellen RABL's, die derselbe bei Bythinia als dritten histologischen Bestandtheil des Entodermsackes bezeichnet, hängen jedenfalls mit der Anlage des hinteren Lappens zusammen. Weiter erwähnt FOL bei den Basommatophoren, dass sich an der Mündung der Leber in den Magen Epithelgewebe von hier nach innen schiebe, um die Lebergänge zu bilden.

Sehr stark abgeändert erscheinen die Verhältnisse der Darm- und Leberbildung bei einzelnen Prosobranchiern mit extrem entwickeltem Dotterreichthum, wie sie BOBRETZKY bei Fusus und Nassa beschreibt. Die Entwicklung der Opisthobranchier scheint mir auch in diesem Punkte noch lange nicht genügend aufgeklärt zu sein, Ursprung und Schicksal der hier auftretenden, verschieden gefärbten Darmdivertikel bedürfen zu einer sicheren Beurtheilung nothwendig erneuter Untersuchungen.

Um noch einige weiter entfernte Molluskengruppen heranzuziehen, so entsteht die Leber bei den Lamellibranchiaten ganz allgemein als Darmdivertikel, und eben so liegen wahrscheinlich die Verhältnisse bei Chiton nach KOWALEVSKY.

Fassen wir das Obige kurz zusammen, so müssen wir als Ausgangspunkt der Leberentwicklung eine Divertikelbildung der Magenwandung annehmen, die dann durch das Auftreten des Eiweißsackes Modifikationen derart erlitten hat, dass der Eiweißsack zwar mehr oder weniger thätigen Antheil an der Leberbildung nimmt, dass aber die Grundzüge der Divertikelanlagen in der Regel noch zu erkennen

sind, und wohl nur in seltenen Fällen, wenn überhaupt, ganz unterdrückt werden[1].

Es erübrigt uns nun noch, den dritten und letzten Haupttheil des Darmtractus zu betrachten, den Mittel- und Enddarm. Wir verließen denselben auf einem Stadium, wo er als einfacher Schlauch nahezu in der Medianebene des Körpers vom Magen zur Körperwand zog. Die ganze weitere Ausbildung besteht nur in der Anlage der Limax maximus auszeichnenden Darmwindungen. Ich habe versucht, die successive Entwicklung derselben an einer Reihe von schematischen Figuren, die theils nach Totalpräparaten entworfen wurden, theils auf Kombination von Schnittserien beruhen, darzustellen. Die erste Änderung des geraden Verlaufes macht sich in einer schwachen Biegung nahe der Einmündung in den Magen bemerkbar (Textfig. 3 *d*), sie wird alsbald sehr stark und führt zu einer deutlichen Schlinge (Textfig. 4). Wir können diese Schlinge uns auf folgende Weise erklären. Die beiden Endpunkte des Darmes liegen einmal in der Einmündungsstelle in den Magen und dann in der Verlöthung mit dem Ektoderm. Von diesen ist nun der letztere fixirt, der erstere aber beweglich, und naturgemäß wird sich bei dem thatsächlich stattfindenden Wachsthum des Magens nach hinten hier eine Schlinge bilden müssen, zumal der Darm selbst während dieser Verengung seines Raumes an Größe zunimmt.

Zugleich mit dieser ersten Schlingenbildung vollzieht sich aber noch eine zweite Lageverschiebung des Darmkanals. Wir haben oben bereits gesehen, wie die Öffnung der Mantelhöhle eine Verschiebung von der Hinterseite nach rechts um 90° durchmacht, und dieser muss der Enddarm, der an ihrem Ausgange einmündet, folgen. Das Resultat dieses Vorganges sehen wir in Textfig. 4 und 5. Auf die Verhältnisse der Leberlappen in diesen Figuren habe ich oben bereits hingewiesen.

Einen wichtigen Fortschritt in der Schlingenbildung zeigt Textfigur 5. Der bisher in einer flachen Kurve nach außen verlaufende

---

[1] Zu einem ganz ähnlichen Resultate gelangte auch M. H. FISCHER, einmal durch seine Untersuchungen an Nudibranchiern, wo er ebenfalls ein paar Entodermdivertikel als Leberanlage nachwies, und dann durch seine Beobachtungen an Paludina. Nach ihm ist die auch von anderen Forschern beschriebene Umwandlung des Eiweißsackes in die Leber als ein Ausstülpungsprocess aufzufassen, der zur Bildung eines größeren linken, und kleineren rechten Abschnittes führt, die dann durch die Aufwindung bestimmte Verschiebungen erleiden. Der kleinere, ursprünglich rechte, geht bald zu Grunde, der größere allein bildet die Leber.

Theil zeigt die Andeutung zweier neuen Schlingenbildungen, zunächst eine unmittelbar über dem rechten Leberlappen (*2* und *3*). Ihr nach

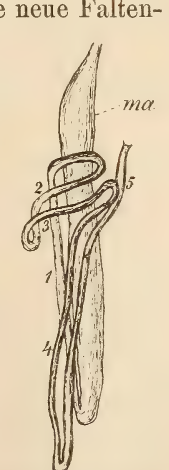
Textfigur 3.

Textfigur 4.

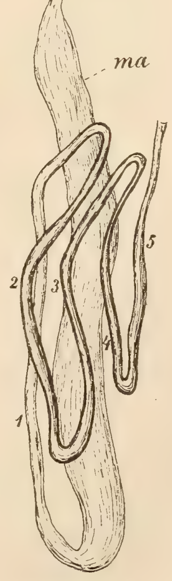
Textfigur 5.

Textfigur 6.

der linken Seite hin gerichtetes Wachsthum führt bald zu einer scharf ausgeprägten Doppelschlinge, die sich über die zuerst beschriebene hinwegschiebt (Textfig. 6, *2* und *3*). Wir können diese neue Faltenbildung sehr wohl mit der oben beschriebenen Verschiebung des rechten Leberlappens nach links in Zusammenhang bringen. Auf entsprechenden Sagittalschnitten erkennen wir, wie diese Darmschlingen sich der Leber dicht anlegen (Textfig. 12 d_2 und d_3), ja tief in sie einsenken (Textfig. 13 d_2 und d_3), und demgemäß



Textfigur 7.



Textfigur 8.

Textfig. 3—8. Schematische Darstellung der Schlingenbildung des Darmes, von der Dorsalseite gesehen. Fig. 7 und 8 sind Kopien nach SIMROTH. Das Nähere siehe im Texte. Erklärung der Bezeichnungen siehe am Schlusse p. 659. Dazu kommen: *hll*, hinterer linker Leberlappen; *ll*, linker Leberlappen; *vll*, vorderer linker Leberlappen.

müssen beide Organkomplexe sich in ihren Lageveränderungen beeinflussen, die sich nach links schiebende Leber zieht die Darmschlinge mit sich. Auf Textfig. 6 ist der rechte Leberlappen der Klarheit des Bildes halber weggelassen, er liegt jetzt genau über dem Magen unter den beiden Darmschlingen *2* und *3*.

Schließlich ist in Textfig. 5 noch eine letzte Faltung (*4* und *5*) angedeutet, die, wie namentlich das folgende Stadium (Textfig. 6) zeigt, scharf nach hinten gerichtet ist und mit der Verlagerung des ganzen Organkomplexes in den Fuß sich weit nach hinten auszieht. Sie zeigt keine Beziehung zur Leber, sondern zieht als sogenannte Rectalschlinge frei von derselben an der Rückenwand hin, um schließlich am Rande der Mantelhöhle durch den After nach außen zu führen.

Dieses letztere Stadium schließt sich direkt an zwei ältere an, die ich SIMROTH's »Versuch einer Naturgeschichte deutscher Nacktschnecken« entnehme, Textfig. 7 ein jüngeres, Textfig. 8 ein erwachsenes Thier von Limax maximus darstellend. Die Beziehungen der jüngeren Stadien zu diesen älteren sind sofort in die Augen springend, es ist unnöthig, dieselben noch lange zu erörtern.

Aber einen anderen Punkt möchte ich hier noch hervorheben, er betrifft die Benennung der einzelnen Schlingen. In SIMROTH's eben erwähnter Abhandlung finde ich die Schlingen vom Magen anfangend mit *1* bis *6* bezeichnet. Mit Rücksicht auf die total verschiedene Herkunft möchte ich den entodermalen Abschnitt nicht als Darmschlinge bezeichnen, sondern nur die, welche aus dem Ektoderm sich ableiten. Diese verdienen allein mit Recht den Namen von Darmschlingen. Ich zähle also an der ersten Schlinge nach dem Magen mit *1* beginnend und mit dem eigentlichen Enddarm als *5* endend. Meine Schlingen *1* bis *5* entsprechen also den bisherigen Zahlen *2* bis *6*.

Ich will an dieser Stelle die Litteratur sowohl betreffs Bildung wie Weiterentwicklung von Mittel- und Enddarm einschieben, indem ich hierbei auf meine Schilderung betreffs der Entstehung dieses Darmtheiles zurückverweisen muss.

Im Allgemeinen wird der Darm als Ausstülpung des Entodermsackes in Anspruch genommen, die mit dem Ektoderm verschmilzt und unter Bildung des Afters nach außen durchbricht. Höchstens wird, wie von KOWALEVSKY bei Chiton, von WOLFSON bei Limnaeus, von v. IHERING bei Helix und von JOURDAIN bei Limax, eine schwache Ektodermeinsenkung als Proctodäum aufgefasst.

Eine älteste Angabe über eine rein ektodermale Entstehung des Enddarmes finden wir bei LEREBOULLET von Limnaeus. Es ist aber keine Frage, dass dieser Forscher die Schalendrüse mit der Darmbildung verwechselt hat, nicht nur seine Figuren zeigen dies auf den ersten Blick, es geht auch aus seiner Beschreibung, namentlich aus der Schilderung des Entstehens des Mantels hervor. Eine zweite Angabe über einen ektodermalen Enddarm findet sich von Purpura lapillus bei SELENKA. Leider lassen die beiden hierher gehörigen Figuren Zweifel darüber bestehen, ob die in der ersten Figur mit *an* bezeichnete Einstülpung wirklich dem späteren Enddarm entspricht, und nicht etwa der Schalendrüseneinstülpung, zumal die nächste Figur die Schale schon wohl entwickelt zeigt.

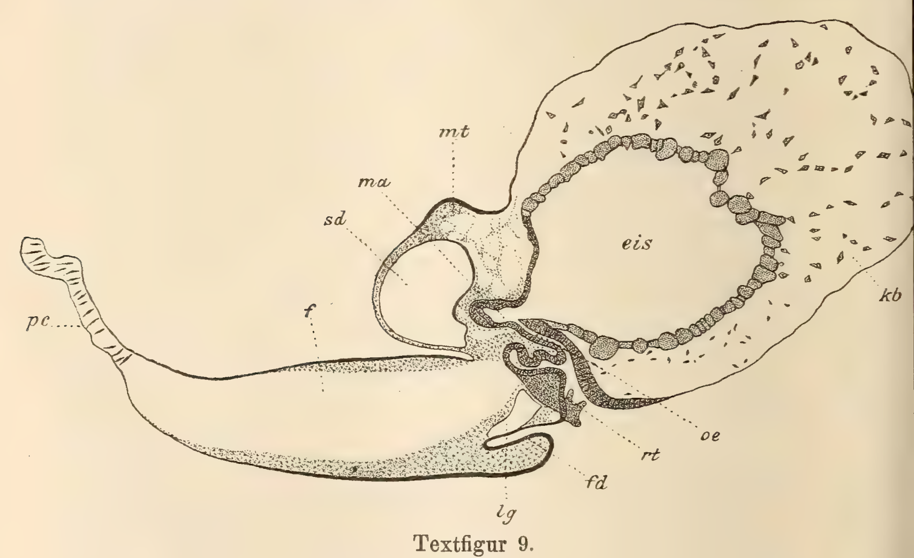
Eine etwas sicherere Grundlage besitzen die Beobachtungen RAY LANKESTER's an Limnaeus. Hier entsteht an der Stelle des geschlossenen Blastoporus eine Ektodermeinstülpung (pedicle of invagination), die nach innen wächst und als Enddarm mit dem Eiweißsack verschmilzt. Der After bricht erst später durch. Zwar muss ich RABL Recht geben, wenn er die Figuren und Beschreibung RAY LANKESTER's etwas unklar findet, an einer Stelle aber (in der Summary) drückt er sich klarer aus mit den Worten: »From behind now over-against the mouth — a new in-sinking is formed, anus and rectum, which grows up against the primitive alimentary cavity, and finally unites with it.« Man sieht, dieser Satz ließe sich in derselben Fassung für Limax maximus anwenden. Die Schalendrüse kann RAY LANKESTER unmöglich hiermit verwechselt haben, da er ihre Bildung und Gegenwart stets berücksichtigt. Bei Pleurobranchidium dagegen ist seine Darstellung direkt unklar, auch vermag er nicht scharf den Ursprung und das gegenseitige Verhältnis seiner Zellhaufen *x* und *pme* auf Plate VII anzugeben. Jedenfalls aber scheint mir die RABL'sche Darmplatte bei Planorbis durchaus keinen Gegenbeweis gegen RAY LANKESTER zu bieten, da die Beobachtung sehr leicht durch schiefe Schnittrichtung auf Täuschungen geführt werden kann, wie oben bereits ausgeführt. Solche Bilder, wie sie RABL als Darmplatte von Planorbis giebt, habe ich bei Limax maximus ebenfalls aufzuweisen, muss sie aber stets für schief durch die Anlage geführte Schnitte erklären.

Eine direkte Entstehung des Enddarmes aus dem Ektoderm wird aber für Limax maximus bestimmt bereits ausgesprochen von A. P. HENCHMAN. Er soll durch Wucherung entstehen, sich als Bläschen abschnüren und dann wieder mit dem Ektoderm verschmelzen.

Wie wir gesehen haben, ist dies nur zum Theil richtig, da eine reguläre Einstülpung vorhanden ist, die freilich nur schwer mit voller Klarheit darzulegen ist.

Schließlich muss ich hier noch die Angaben P. SARASIN's über die Entstehung des Darmes bei Bythinia besprechen. Sie stehen mit den Angaben v. ERLANGER's in direktem Gegensatze, in so fern SARASIN den gesammten Darm aus dem Ektoderm ableitet. Für den Vorderdarm ist dies ja nicht auffallend, für die Bildung von Magen und Leber erscheint mir seine Darstellung nicht überzeugend genug, so dass ich hier v. ERLANGER's klareren Bildern den Vorzug geben muss, betreffs des Enddarmes aber scheinen manche Punkte in seiner Schilderung sehr wohl für eine ektodermale Entstehung auch hier bei Bythinia zu sprechen. Jedenfalls ist in diesem Punkte die Frage noch nicht endgültig erledigt.

Vielleicht ist die ektodermale Herkunft dieses Darmabschnittes überhaupt allgemeiner verbreitet, da etwas zu alte Stadien, in Folge der Abschnürung vom Ektoderm und Verbindung mit dem Entoderm

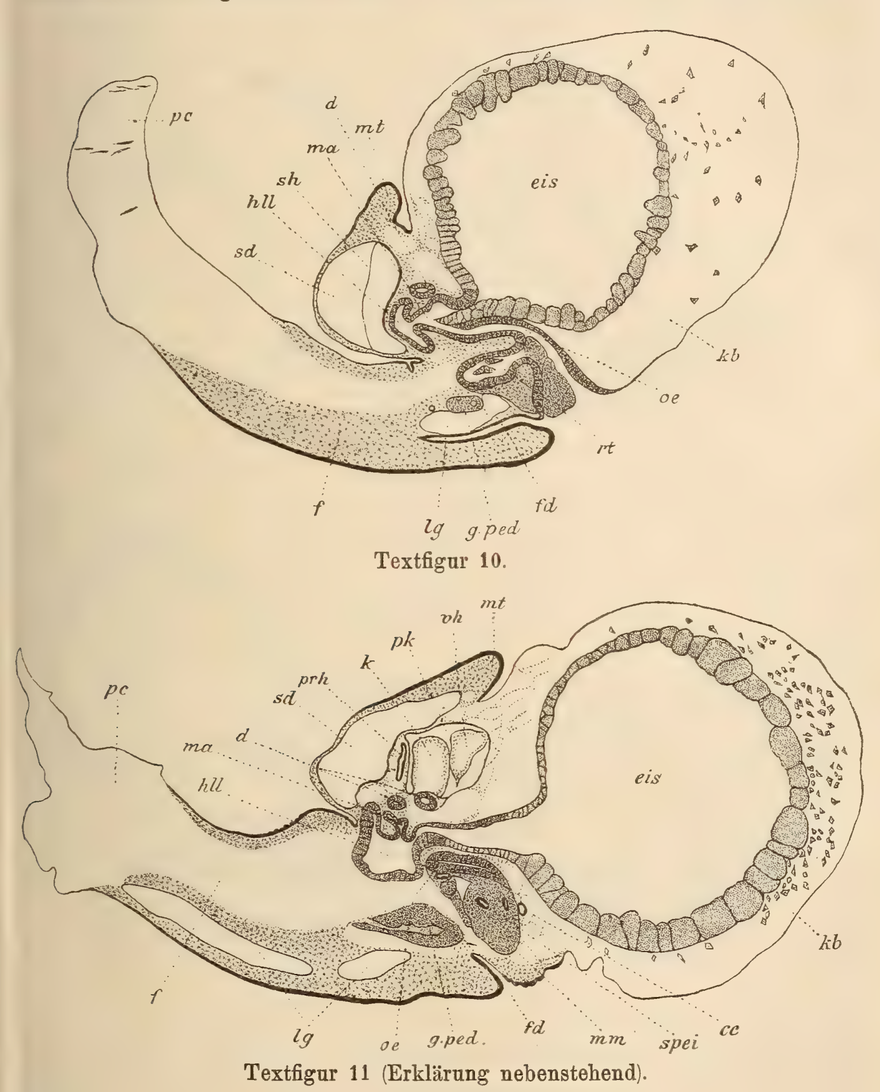


Textfigur 9.

Textfig. 9—13. Darstellung der Verschiebung der Eingeweide aus dem Rückenschilde in den Fuß. Mit Zeichenprisma entworfene Sagittalschnitte; Textfig. 9—11 mit II A, 12 und 13 mit I A. Erklärung der Bezeichnungen siehe am Schlusse p. 659. Dazu kommen die Bezeichnungen von Textfig. 2—8 und außerdem: *cc*, Cerebralkommissur; *sh*, Schalenhäutchen. Alles Weitere siehe im Texte.

sehr leicht zu Irrthümern führen können. Solche Stadien werden fast stets als jüngste bezeichnet, aber der sichere Beweis, dass sie es wirklich sind, erscheint mir in vielen Fällen noch nicht erbracht

zu sein. Mit am überzeugendsten ist der entodermale Ursprung des Darmes in neuester Zeit von CONKLIN für Crepidula nachgewiesen worden, und dann natürlich für Paludina, wo der After direkt aus dem geschlossenen und sich wieder öffnenden Blastoporus



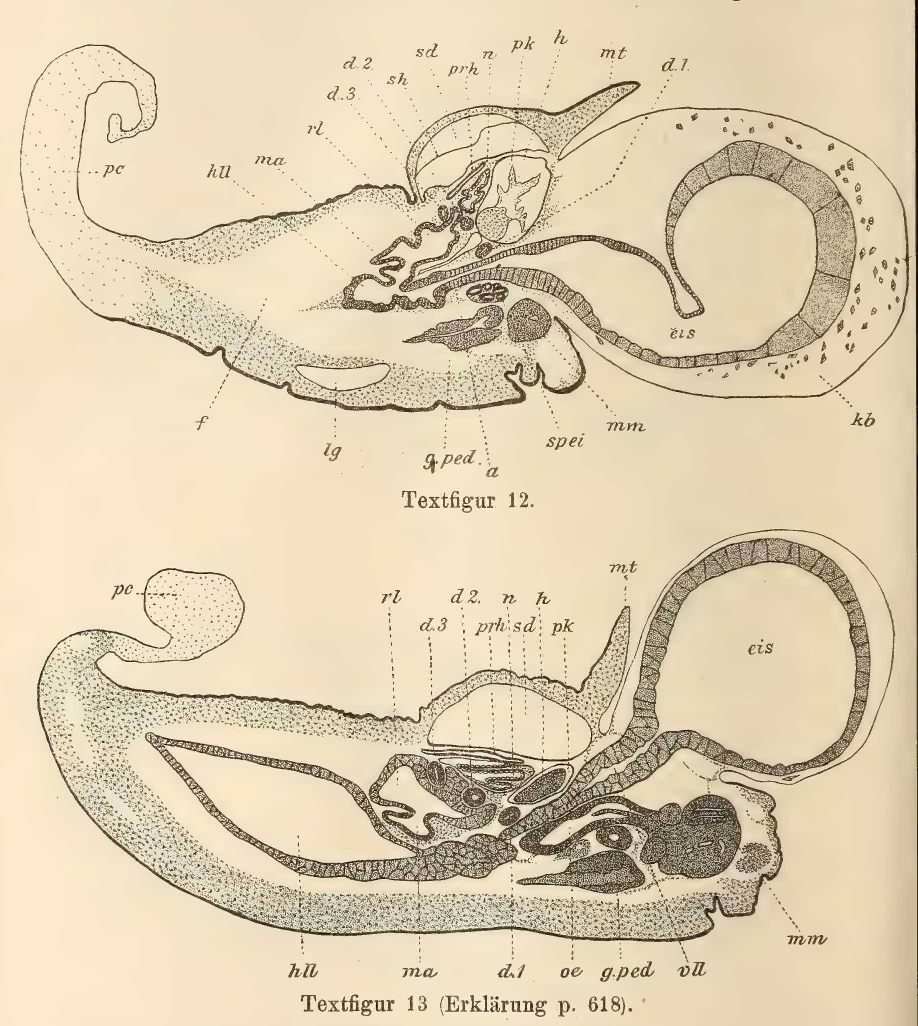
Textfigur 10.

Textfigur 11 (Erklärung nebenstehend).

hervorgeht. Wie diese mit den meinigen Resultaten in direktestem Widerspruch stehenden Beobachtungen zu vereinigen sind, darüber ist zur Zeit noch kaum ein Anhaltspunkt zu gewinnen.

Schließlich bleibt uns hier beim Darmtractus noch ein letzter

Punkt zu betrachten übrig, und dieser betrifft Verschiebungen des ganzen Organkomplexes in seiner Gesammtheit. Wir nehmen zur Erläuterung dieser Verhältnisse wiederum unsere fünf Sagittalschnitte von verschiedenen Altersstufen vor. Bekanntlich liegen bei den



Textfigur 12.

Textfigur 13 (Erklärung p. 618).

Nacktschnecken im erwachsenen Zustande sämmtliche Organe im Fuß. Sehen wir uns auf diesen Punkt hin die Textfigg. 9 und 10 an, so bemerken wir, wie der Fuß noch vollkommen frei von Organen ist. In seiner dorsalen Hälfte liegt weiter nichts als ein großer Lymphraum und in der ventralen ein Blutgefäß nebst Pedalganglion und Fußdrüse, die sich als eine einfache Einsenkung des

Ektoderms an der Grenze zwischen Mund und Fuß tief in den Körper einschiebt[1]. Dagegen liegen alle Theile des Darmtractus, sowie die hier nicht getroffenen Herz- und Nierenanlagen vollständig außerhalb des Fußes unterhalb der Schalendrüse in einem ausgeprägten Eingeweidesack. Ganz allmählich verschiebt sich nun der Organkomplex in den Fuß hinein, der linke, hintere Leberlappen (*hll*) voran (Textfigur 11), worauf dann die ganze Leber mit Magen und Darm folgen (Textfig. 12), und endlich auch Herz und Niere sich anschließen (Textfig. 13). Letztere Figur zeigt uns bereits vollständig die Lagenverhältnisse der erwachsenen Schnecke. Der Mantel hat sich zu dem flachen Schild umgewandelt, in ihm liegt die Schalendrüse, darunter folgt dann Niere und Herz und schließlich den ganzen Fuß erfüllend Darm und Leber. Im vorderen Theile liegen Ösophagus und Mundmasse nebst dem Ganglienkomplex, in der Nackengegend besitzt die Kopfblase noch einen ziemlichen Umfang, um schließlich ebenfalls ganz in den Fuß als Leberlappen aufgenommen zu werden.

Angaben über diese Verlagerungen und zugleich über die Schlingenbildung finde ich bei Fol, doch sind seine Beobachtungen in diesem Punkte nicht ganz der Wirklichkeit entsprechend, da er die Leber allein aus dem Eiweißsack ableitet, und seine Annahme einer Torsion des Magens und Nährsackes bei der Verlagerung in den Fuß sich als unbegründet erweist.

Diese Umlagerungen, die aufs klarste entwicklungsgeschichtlich die Abstammung der Nacktschnecken von aufgewundenen Formen darthun, lassen sich auch vergleichend anatomisch nachweisen. Ich entnehme eine solche Serie von Formen Lang's »Lehrbuch der vergleichenden Anatomie«. Helix zeigt uns eine typisch aufgewundene Form, bei Vitrina vermag die Schale bereits nicht mehr das ganze Thier aufzunehmen, bei Daudebardia ist dies noch stärker ausgeprägt, der Eingeweidesack beginnt zu verstreichen und wird in die Rückenseite des Fußes aufgenommen, bei Testacella endlich sind alle

[1] Ich habe die Entwicklung der Fußdrüse bis jetzt noch nicht weiter verfolgt, da sich die Hauptveränderungen erst gegen Ende der Larvenperiode und am ausgeschlüpften Thiere vollziehen. Ich hoffe, im dritten Theile auch über dieses Organ Weiteres berichten zu können. Bis zu den von mir genau untersuchten Stadien fand ich bei älteren Larven bereits eine starke Verdickung des ventralen Theiles der ganzen Drüse. Näheres über ihre Entwicklung bei Arion findet sich übrigens in einer neueren Arbeit von André. Auch Brock bringt einige Mittheilungen über Bau und Entwicklung derselben bei Agriolimax.

Eingeweide in den Fußrücken verlagert und eben so ist es mit Limax und Arion. Nur liegt bei ersterer der rudimentäre Mantel am Hinterende des Körpers, bei letzteren am Vorderende, hinter dem Kopfe.

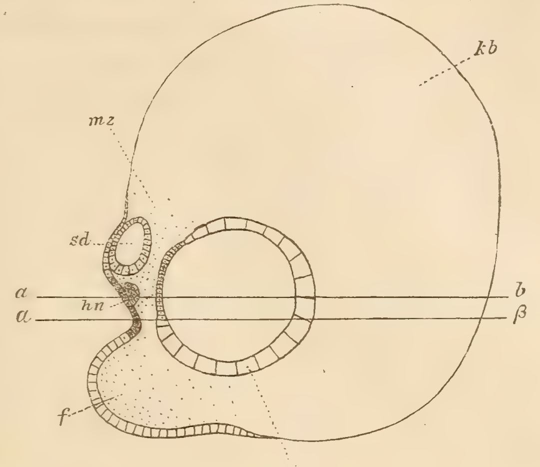
6. Gemeinsame Anlage von Herz und Niere.

Wenn ich jetzt an die Entwicklung von Herz und Niere herangehe, so geschieht dies mit einer gewissen Bangigkeit, da ich mir wohl bewusst bin, dass sich meine Beobachtungen nur schwer mit unseren bisherigen Anschauungen vereinbaren lassen werden. Aber ich kann versichern, dass diese Beobachtungen auf sorgsamst geprüfter Grundlage beruhen, dass sie meine festeste Überzeugung bilden. Ich habe allein zu dem einen Punkt der ersten Entstehung dieser Anlage einige hundert Embryonen konservirt und geschnitten, nachdem ich im Laufe des vorhergehenden Jahres bereits aufs schärfste das Alter dieses Stadiums fixirt hatte. Bei der Behandlung der Schnitte bin ich mit unseren best ausgebildetsten Methoden vorgegangen, zur Färbung habe ich auf diesen Stadien nur die Heidenhain'sche Eisenhämatoxylinmethode angewandt und dadurch Serien erhalten, die bequem die stärkste Immersion aushielten. Als Konservirungsmittel habe ich die auch hier sich vorzüglich bewährende Herman'sche Lösung benutzt.

Wir wollen bei unserer Betrachtung von einem etwas älteren Stadium ausgehen. In einem gewissen Alter der Larve, etwa am 8. Tage[1], tritt in der rechten Hälfte des Embryos, in geringer Entfernung vom Enddarme und etwas unterhalb der Schalendrüse ein kleiner Zellenhaufen auf, der dicht dem Ektoderm aufliegt und sich auf den ersten Blick scharf durch eine kompakte Begrenzung von den rings umher liegenden Mesodermzellen unterscheidet. Dieser Zellenhaufen stellt die erste Herz-Nierenanlage dar. Ich gebe zur genauen Orientirung seiner Lage im Embryo zwei auf einander senkrechte Schnitte in den Textfigg. 14 und 15. Erstere stellt einen Sagittalschnitt dar, geführt durch die rechte Körperhälfte des Em-

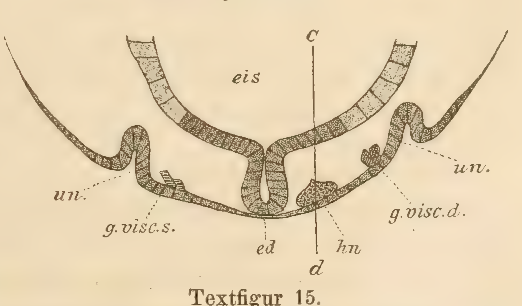
[1] Ich will hier bemerken, dass diese wie die früheren Altersangaben nur als ungefähre Anhaltspunkte aufgefasst werden dürfen, da recht bedeutende Schwankungen in dem zeitlichen Verlaufe der Entwicklung auftreten können. Im Spätsommer 1895, als ich mein erstes Material sammelte, ging die Entwicklung in Folge der damals herrschenden abnorm hohen Temperatur um einige Tage schneller vor sich als im folgenden Jahre, und am langsamsten entwickelten sich die Embryonen im vergangenen Jahre, da hier in die Hauptlegezeit (Ende August) gerade eine Anzahl rauher Tage fiel. Ich bitte also, obige Zeitangabe mit dieser Beschränkung, d. h. als Mittel aufzunehmen.

bryos, etwas der Medianebene genähert, entsprechend der Linie *c/d* auf Textfig. 15. Letztere dagegen stellt einen auf Textfig. 14 senkrechten Frontalschnitt dar, und zwar in der Höhe des Enddarmes, unterhalb der Schalendrüse, entsprechend der Linie *a/b* in Textfig. 14. Ich hoffe, dass wir jetzt über die Lage dieses Punktes genau unterrichtet sind, man wird sich nach meiner bisherigen Schilderung der Organanlagen leicht auf beiden Schnitten zurechtfinden können.



Textfigur 14.
Sagittalschnitt zur Veranschaulichung der Lage der Wucherungszone, aus welcher die Herz-Nierenanlage hervorgeht. Näheres im Texte. Bezeichnungen wie vorher.

Lassen wir das spätere Schicksal dieses Zellenhaufens zunächst bei Seite und fragen wir uns nach seiner Herkunft. Zwei Möglichkeiten sind hier vorhanden, entweder er entsteht aus einer Zusammenballung der umliegenden Mesodermzellen, oder aber durch Auswanderung aus dem Ektoderm. Hierbei ist zu bemerken, dass die erstere Art der Entstehung eigentlich mehr auf Grund negativer Befunde bewiesen werden kann als durch positive.



Textfigur 15.
Frontalschnitt zur Erläuterung derselben Verhältnisse, senkrecht zu Textfig. 14. Das Nähere siehe ebenfalls im Texte. Bezeichnungen wie vorher.

Denn nehmen wir an, wir finden einige wenige Zellen im Mesoderm etwas zusammengeballt liegen, die eventuell die erste Anlage dieses Haufens sein könnten, so dürfen wir sie nur dann vom Mesoderm ableiten, wenn irgend ein Zusammenhang mit dem äußeren Blatt unter keinen Umständen nachweisbar ist. Die zweite Entstehungsart dagegen aus dem Ektoderm muss durch direkte Beobachtung dargethan werden. Allerdings sind diese Processe, die auf Wucherungen

beruhen, ungleich schwieriger zu verfolgen, als Anlagen, die aus Einstülpungen und Faltungen hervorgehen, aber diese von Mesenchym erfüllten Formen neigen immer wieder zu dieser eigenthümlichen Entwicklungsweise hin. Wir fanden dies bereits bei der Otolithenblase und beim Nervensystem, welch letzteres eben aus diesem Grunde bis in die neuere Zeit als mesodermal gegolten hat, wir finden es hier bei der Herz-Nierenanlage wieder.

Kehren wir also zu unserem Zellenhaufen zurück, von dem ich vorausgreifend gleich angeben will, dass er sich in der That durch Auswanderung von Ektodermzellen bildet. Ich gebe zu seiner Entwicklung eine sorgfältigst ausgewählte Serie von Schnitten in den Figg. 82—90 auf Taf. XXXV, die unter Benutzung der Zeiss'schen apochromatischen Ölimmersion und Ocular II entworfen wurden. Der dargestellte Abschnitt des Schnittes passt stets genau in Textfig. 14 hinein, entsprechend der dort dunkel gehaltenen Partie, Schalendrüse, Eiweißsack wie Fuß sind also in der dort angegebenen Weise auf den einzelnen Schnitten zu ergänzen. Jeder Schnitt ist natürlich einer besonderen Serie entnommen.

Als erstes Zeichen der Auswanderung macht sich an der Wucherungsstelle eine Verdickung des Epithels bemerkbar, verbunden mit einem sofortigen Austritt einzelner Zellen (Fig. 82 *wzn*). Die austretenden Zellen wandern nicht von der Wucherungsstelle weg, sondern bleiben dicht daran liegen, sie lagern sich an der Seite derselben an, indem sie von den nachdrängenden, auswandernden Zellen ein wenig nach vorn und unten gedrängt werden, wie wir zunächst auf zwei jüngeren Stadien in den Fig. 83 und 84 sehen. Wie mächtig diese Wucherungszone werden kann, das zeigt uns Fig. 85, wo außerdem eine Anzahl ausgewanderter Zellen auf dem nächstfolgenden Schnitte dieser Serie liegen würde. In voller Stärke zeigt uns weiter noch die Auswanderung Fig. 86, welche Figur eben so wie die folgenden auch recht deutlich die kurze Verschiebung des Haufens erkennen lässt, aber stets bleibt derselbe dicht dem Ektoderm anliegen. Ein Nachlassen der Auswanderung tritt in Fig. 87 auf, das Ektoderm zeigt an der Auswanderungsstelle gleichsam einen Defekt, die Zahl seiner Zellen hat sich hier durch den starken Verlust erschöpft und bedarf wieder der Ergänzung. Diese stellt sich auch alsbald in Gestalt zahlreicher Theilungsfiguren ein, die wieder neues Zellenmaterial liefern. Wir sehen solche Theilungen in Fig. 87, 89 und 90, ihr Auftreten an dieser Stelle ist für dieses Stadium charakteristisch. Die letzten Endphasen des ganzen Processes stellen die Figg. 88—90

dar, sie äußern sich im Austreten einzelner Zellen, gleichsam von Nachzüglern, die sich den nunmehr bereits scharf begrenzten und kompakten, stets seinem Mutterboden, dem Ektoderm, fest anliegenden Zellenhaufen zugesellen. Wir sind somit mit der Bildung dieses Haufens auf unseren Ausgangspunkt zurückgekommen, wir kennen jetzt genau die einzelnen Phasen seiner Entstehung.

Aber nochmals muss ich die Schilderung der weiteren Entwicklung etwas hinausschieben, um noch einige Punkte, welche die Entstehung dieser ersten Anlage betreffen, zu diskutiren. Zunächst muss ich hervorheben, dass die Schnitte aufs sorgfältigste darauf hin geprüft sind, dass nicht etwa Flachschnitte des Ektoderms vorliegen, die eine Auswanderung vortäuschen könnten, rings um die ganze Anlage bewahrt das Ektoderm seinen einschichtigen Bau. Weiter besitzt der Zellenhaufen auf dem letztbeschriebenen Stadium, namentlich wenn wir noch das an Fig. 90 sich direkt anschließende Stadium von Fig. 91 hinzunehmen, bereits eine solche Größe, dass eine etwaige Verwechslung mit anderen Organanlagen vollständig ausgeschlossen ist. Aber wie steht es mit den früheren Stadien? So überzeugend auch die oben gegebene Serie erscheinen mag, lassen sich nicht vielleicht doch noch Einwände gegen dieselbe erheben? Ich muss diese Frage bejahen, ich habe diese Einwände mir selbst gestellt und habe sie widerlegt. Es handelt sich darum, ob nicht etwa andere Organe in der Nähe sich gleichzeitig und auf ähnliche Weise anlegen. Gewiss ist dies der Fall, die Anlage der Ganglien bildet den erhobenen Einwurf. Hier in der hinteren Körperhälfte des Embryos entstehen hinter einander Visceral-, Pleural- und Abdominalganglien. Vor Allem kommen hier die am frühesten sich anlegenden Visceralganglien in Betracht, und zwar naturgemäß das rechte. Zunächst muss ich hervorheben, dass die Anlage des Visceralganglions bedeutend seitlicher liegt als die oben als Herz-Nierenanlage beschriebene Wucherungsstelle, ferner dass sie tiefer liegt, d. h. mehr der Pleuralfurche genähert, drittens dass sie zeitlich später auftritt, viertens, dass ihre Zellen sofort nach der Auswanderung die Natur von Ganglienzellen erkennen lassen, und fünftens schließlich, dass sie sich sofort von ihrem Entstehungsorte ablösen und nach innen ihrer Vereinigung mit dem Schlundringe entgegenwachsen. Die beiden letzteren Punkte brauche ich nicht näher zu beweisen, man wird sie allenthalben in den Figuren von A. P. Henchman bestätigt finden. Namentlich ist die frühe Differenzirung zu Ganglienzellen von Wichtigkeit, bestehend in einer sehr auffallenden Ver-

größerung und Aufhellung des Kernes. Niemals ist bei den Zellen, um die es sich hier handelt, ein solcher Vorgang zu bemerken, im Gegentheil, die Zellen heben sich gerade durch ihren dunkleren Ton scharf ab. Zuweilen findet man eine Zelle mit ganz hellem, größerem Kerne, aber mit durchaus von Ganglienzellen verschiedenem Charakter, dies ist ohne jede Bedeutung, sie finden sich allenthalben hier und da im ganzen Körper zerstreut, im Ektoderm sowohl wie Mesoderm, und hängen wahrscheinlich mit Theilungsphasen zusammen, wie solche Veränderungen sich ja auch auf den ersten Furchungsstadien mit Sicherheit nachweisen lassen.

Wir kommen nunmehr zu Ort und Zeit der Entstehung. Um diese beiden genau zu fixiren, nehmen wir wieder den Frontalschnitt der Textfig. 15 vor, der in möglichst genauer Anpassung an die hier maßgebenden Stadien entworfen wurde. Die Zeit lässt sich aus der Größe der verschiedenen Anlagen ermessen, die Herz-Nierenanlage bildet bereits einen mächtigen Haufen, die Visceralganglien dagegen sind eben erst in der Anlage begriffen. Der Ort der Entstehung liegt viel seitlicher, der Urniereneinstülpung genähert und ferner, was auf der Figur nicht darzustellen war, in einem tieferen Niveau als Enddarm und Herz-Nierenanlage. In Wirklichkeit stellt der Schnitt also die Kombination zweier Ebenen dar, von denen die eine, wie schon erwähnt, der Richtung *a/b* von Textfig. 14 entspricht und Enddarm nebst Herz-Nierenanlage enthält, die andere derjenigen von *α/β* und Urnierenöffnung nebst Visceralganglien in sich fasst.

Aber weiter — wie kommt es, dass A. P. HENCHMAN in ihrer genauen Arbeit über das Nervensystem von Limax maximus nichts von diesem Zellenhaufen erwähnt. Ich kann nur annehmen, dass sie Ganglien- und Herz-Nierenanlage zuweilen vermengt hat. Prüfen wir daraufhin einige ihrer Figuren, so unsicher und schwierig es auch ist, aus dem Stücke eines Schnittes heraus genau auf Schnittrichtung und Ergänzung zu schließen. Auf Pl. I in Fig. 7—9 (l. c.) finden wir einen Embryo vom 7. Tage, an dem die Visceralganglien bereits mächtig entwickelt sein sollen. Vergleichen wir hiermit Stadien vom 8. Tage, wie etwa Fig. 16 auf Pl. II, so ist die Ganglienanlage hier bedeutend schwächer angegeben, überhaupt erscheint der ganze Embryo jünger. Zunächst muss ich bemerken, das sämmtliche hier abgebildete Embryonen, welche die früheste Ganglienanlage zeigen, bedeutend älter[1] sind, als die Stadien, um die es

[1] Ich sehe dabei von der Bezeichnung nach Tagen ganz ab, die mit der

sich oben bei mir handelt, die Ausbildung des Fußes allein lässt dies schon zur Genüge erkennen.

Aber sehen wir nun jetzt einmal etwas genauer Fig. 8 auf Pl. I an. Zwischen Fuß und Mantelfeld verläuft hier nicht mehr die flache Mulde, wie sie bei mir selbst noch auf Fig. 92 vorhanden ist, also einem für mich schon recht späten Stadium der Herz-Nierenanlage, sondern tiefe Faltungen sind an ihre Stelle getreten, genau entsprechend meiner Fig. 94 auf Taf. XXXV. Diese Falten stellen, wie ich hier voraus bemerken will, die Bildung von Lungenhöhle und Nierenausführgang dar und sie liegen auf der rechten Seite. Der fragliche Schnitt muss also von der rechten Seite des Embryo sein und nicht von der linken, wie A. P. HENCHMAN angiebt, der mit *vsc.s* bezeichnete Zellenhaufen stellt ohne Zweifel die Herz-Nierenanlage dar (vgl. meine Fig. 94). Ein Irrthum im Auflegen der Schnitte kann leicht diesen Fehler hervorrufen, die Serie muss mit Fig. 7 (42) beginnen und mit Fig. 9 (18) und Fig. 8 (16) enden. Die wirkliche Anlage der Visceralganglien haben wir dagegen in Fig. 17 und 18 auf Pl. II vom 7. Tage, und in Fig. 16 auf Pl. II vom 8. Tage vor uns. Die in Fig. 7 und 9 von der oben besprochenen Serie dargestellten Ganglienhaufen mögen denselben in Wirklichkeit entsprechen, sind aber schon recht späte Stadien derselben und haben bereits einige Verschiebungen nach innen erlitten, wie namentlich das rechte (*vsc.s*) zeigt, wofern nicht letzteres, was mir wahrscheinlich erscheint, noch ein Theil des Zellenhaufens von Fig. 8 ist.

Zweck dieser ganzen Auseinandersetzung war nur, meine Ansicht von der örtlichen wie zeitlichen Entstehung der Visceralganglien noch schärfer darzuthun, die allgemeinen Resultate der vorzüglichen Arbeit von A. P. HENCHMAN werden durch diese Kritik einzelner Figuren nicht im geringsten beeinträchtigt.

Betreffs der Pleural- und Abdominalganglien kann ich mich kürzer fassen, beide entstehen noch später als die Visceralganglien, beide liegen ebenfalls in einem tieferen Niveau, erstere ganz seitlich, letzteres mehr dem linken Visceralganglion genähert. Zeit und Ort ihrer Entstehung können also noch weniger zu Verwechslungen führen. Die oben für die Visceralganglien angegebene frühe Differenzirung im Bau der Zellen und die baldige Ortsverschiebung gelten natürlich in gleichem Maße auch für sie.

meinigen Entwicklungsreihe gar nicht stimmt, in so fern in Cambridge die Entwicklung um einige Tage schneller zu verlaufen scheint.

Nunmehr wollen wir endlich in der Betrachtung der weiteren Differenzirung unseres Zellenhaufens fortfahren. Zunächst nimmt er schnell an Größe zu, ohne seine Lage dicht am Ektoderm zu verändern. Ein etwaiges Hinzutreten von Mesodermzellen habe ich nie zu beobachten vermocht, dieselben liegen regelmäßig vertheilt in der Umgebung des Haufens, etwas dichter in der Regel am Rande der Schalendrüse und um den Enddarm. Die Herz-Nierenanlage hebt sich stets durch ihre kompakte Geschlossenheit scharf von ihnen ab. Allmählich wachsen ihre Zellen in einer ganz bestimmten Richtung aus und zwar beginnen sie, sich nach oben in den freien Raum zwischen Schalendrüse und Eiweißsack vorzuschieben (Fig. 92). Dieses Auswachsen führt schließlich zur Sonderung zweier Theile dieses Haufens, eines, der dicht dem Ektoderm anliegend bleibt, und eines zweiten, der eben ins Innere des Körpers hineinwuchert. In ersterem macht sich eine früheste Differenzirung darin bemerkbar; dass seine Zellen sich allmählich epithelial anzuordnen beginnen, ganz schwach ausgeprägt in Fig. 93, stärker in Fig. 94 (*n* und *h*), noch mehr in Fig. 95, und schließlich in Fig. 96 ist daraus ein kleines Bläschen mit deutlichem Lumen hervorgegangen. Die Abtrennung von den übrigen Zellen veranschaulicht am deutlichsten Fig. 95, wo das Rohr zu drei Viertel fertig gebildet ist, zu einem Viertel aber noch ohne Abgrenzung in die gemeinsame Zellenmasse übergeht. Es stellt dieses Bläschen nichts Anderes dar als die bleibende Niere. Am Ektoderm erkennen wir außer der oben bereits geschilderten Einstülpung der Lungenhöhle eine darüber gelegene zweite Einstülpung (*ne*), wie wir später sehen werden, die erste Anlage des primären Ureters. Ihm liegt das Nierenbläschen dicht an.

Alles übrige mit der Niere aus gemeinsamem Mutterboden hervorgegangene Zellenmaterial liefert Herz und Perikard, die weitere Ausbildung besteht zunächst in einer Verschiebung des ganzen, immer mächtiger werdenden Komplexes zwischen Schalendrüse und Eiweißsack, resp. die während dieser Vorgänge sich nach oben vordrängende Lungenhöhle.

Aber wir sind jetzt in der Entwicklung so weit gediehen, dass es gut sein wird, beide Organkomplexe getrennt zu behandeln, und dies wollen wir in den beiden folgenden Kapiteln thun.

7. Herz und Perikard.

Herz und Perikard gehen, wie wir eben gesehen haben, aus einer gemeinsamen Anlage mit der Niere hervor, ein und derselbe

Zellenhaufen differenzirt sich in diese beiden, in ihren Funktionen so verschiedenen, aber stets in engem Zusammenhange bleibenden Organe.

Nach unseren bisherigen herrschenden Anschauungen müsste ich nun die Schilderung mit der Bildung des Perikards beginnen, da dieses im Allgemeinen als das Primäre angesehen wird. Wir werden gleich sehen, dass bei Limax maximus der Process ein gerade umgekehrter ist, dass nicht die Anlage des Perikards die Grundlage für den weiteren Fortgang der Entwicklung ist, sondern der Herzschlauch.

Wir hatten die Herz-Nierenanlage verlassen, als sich der Nierenkanal zu differenziren begann, und die übrige Masse sich in der Richtung der Schalendrüse auszog. Diesen Process weiter fortgeschritten sehen wir in Fig. 97 auf Taf. XXXVI. Noch liegt eine ziemlich kompakte Zellenmasse (*h*) dicht der Lungenhöhle (*lh*) an, ein Theil hat sich lang in Gestalt eines unregelmäßigen Stranges ausgezogen und bereits die gegenüberliegende Schalendrüse erreicht. Ich möchte hier zur Orientirung noch bemerken, dass wir, wie ich übrigens schon andeutete, zur Fixirung der uns hier interessirenden Organe stets zwei feste Punkte in Schalendrüse und Lungenhöhle haben, zwischen diesen beiden spielen sich alle im Folgenden geschilderten Vorgänge ab, auf allen Figuren, der Schnitt mag geführt sein, wie er will, stets sind diese beiden Organe in derselben Lagerung vorhanden, was außerordentlich den Überblick erleichtert.

Die Bildung des Herzschlauches (*h*) weiter vorgeschritten zeigt uns Fig. 98 auf Taf. XXXVI. Mehr und mehr schieben sich die fraglichen Zellen nach links unter die Schalendrüse hin, einen Hohlraum von unregelmäßiger Gestalt umschließend, von dem übrigens eine Andeutuung bereits auf Fig. 96 auf Taf. XXXV vorhanden ist. Denselben Hohlraum zeigt auch Fig. 106 auf Taf. XXXVI (*hl*), nur hier ebenfalls im Querschnitt, d. h. das Organ ist im Querschnitt getroffen, das Ganze ist natürlich ein Sagittalschnitt. Unterhalb des Herzschlauches ist der Nierenkanal getroffen, beide Organe sind noch eng mit einander verbunden und durch das Wachsthum von Lungenhöhle und primären Ureter nach innen gedrängt. Näheren Aufschluss über den Hohlraum innerhalb des Herzstranges und zugleich einen bedeutenden Fortschritt in der Entwicklung giebt uns Fig. 99. Der Strang (*h*) ist hier genau in der Längsrichtung getroffen, der Hohlraum im Inneren ist nach beiden Seiten offen, er geht direkt in die Lymphräume des Körpers zwischen den Mesenchymzellen über. Wir haben also hier den einfachen Process vor uns, dass ein Zellenhaufen

sich in die Länge streckt und mit seinen Zellen einen Hohlraum umspannt, um auf diese Weise sich in das Lymphgefäßsystem des Körpers einzuschalten und ein das Ganze treibendes Organ, eben das Herz, zu bilden. Seine Wandung wird aber nicht von Mesenchymzellen, wie bei den Blutgefäßen, dargestellt, sondern von Zellen, die ihrer Genese nach scharf von denselben zu trennen sind.

Noch ein zweiter Punkt ist auf diesem Stadium von außerordentlicher Wichtigkeit. Wir sehen, dass der Schlauch nicht in gleicher Dicke die Höhlung im Inneren umschließt, sondern dass er nach der Mitte an Umfang zu, nach den Seiten dagegen allmählich abnimmt und schließlich im Mesenchym verläuft. Diese Bildung stellt nichts Anderes dar, als die Anlage des Septums zwischen Vorhof und Kammer, wie dies beim Vergleiche mit den sich direkt anschließenden Stadien klar zu Tage tritt. Betrachten wir nochmals kurz dieses Stadium, so sind jetzt bereits alle Theile des Herzens in den ersten Zügen angelegt. Wir haben eine Herzhöhlung, ferner ein Septum, welches Vorhof und Kammer trennt, die ihrerseits in die Lymphräume des Körpers übergehen, von denen der mit dem Vorhof in Verbindung stehende die Vene, der in die Kammer mündende die Aorta liefert. Nur eines fehlt noch gänzlich, nämlich das Perikard, nicht die geringste Spur eines solchen ist auch nur andeutungsweise vorhanden.

Wenden wir uns nunmehr zum folgenden Stadium, zu Fig. 100. Diese stellt eine einfache Weiterbildung der von Fig. 99 beschriebenen Verhältnisse dar, wenigstens so weit es den Herzschlauch selbst betrifft. Das Perikard, welches sich auf diesen Stadien anlegt und hier bereits in den ersten Anfängen (*pk*) vorhanden ist, lassen wir augenblicklich unberücksichtigt, um in einem besonderen Abschnitte seine Bildung im Zusammenhange zu betrachten. Eben so lasse ich die auf diesen Schnitten getroffenen Nierenabschnitte hier unbesprochen, man wird dieselben nach dem Studium der Nierenentwicklung sich ohne Schwierigkeit verständlich machen können. Der Fortschritt in der Herzbildung besteht auf diesem Stadium vor Allem darin, dass sich nunmehr das Septum (*sept*) zwischen Vorhof und Kammer schärfer auszuprägen beginnt, was noch mehr in Fig. 101 hervortritt. Eine weitere Veränderung ist fernerhin die, dass die Wandung des Herzschlauches in Folge der Perikardbildung sich verdünnt, da letzterer Process sich auf Kosten eines Theiles des ursprünglichen Herzschlauches vollzieht, den wir also streng genommen gar nicht als solchen kurzweg bezeichnen dürften.

Die folgenden Figuren sollen nun noch die weitere Ausbildung des bereits vollständig differenzirten Herzschlauches erläutern. Betrachten wir zunächst die Schnitte Figg. 102, 103 und 105 auf Taf. XXXVI im Zusammenhange. Auf allen dreien sehen wir das aus massiven Zellensträngen gebildete Septum (*sept*), welches in der Mitte eine kleine Kommunikationsöffnung beider Abschnitte frei lässt. Die Weiterentwicklung beschränkt sich fast vollständig auf die Ausbildung und Differenzirung der Herzwand. Nach Abschnürung des Perikards tritt eine Scheidung der Zellen der Herzwand auf, ein Theil wandelt sich in abgeflachte Endothelzellen (*h.ez*) um, ein Theil verlagert sich als langgestreckte Muskelzellen (*h.mz*) ins Innere. Am vollendetsten ist dieses Verhalten in Fig. 105 ausgeprägt, nur das Septum behält seine ursprüngliche Beschaffenheit bei. Weiter ist zu bemerken, dass die Kammer gegenüber dem Vorhof einen bedeutend stärkeren Bau besitzt. Stets ist erstere von einem feinen Häutchen, eben den Endothelzellen, scharf begrenzt und besitzt in ihrem Inneren zahlreiche Muskelzellen, der Vorhof dagegen zeigt auf diesen Stadien noch eine oft unterbrochene Wandung, die sich im Mesenchymgewebe verliert und erst allmählich auf späteren Stadien schärfer ausprägt.

Natürlich mündet auf allen diesen Stadien auch die Kammer in einen solchen Lymphraum aus, da aber in Folge der schiefen Lage des Herzens diese Mündung gewöhnlich nur seitlich getroffen ist, und diese Schnitte vom übrigen Herzen nichts oder nur sehr wenig zeigen, so mussten zur Erläuterung dieser Vorgänge hauptsächlich solche Schnitte genommen werden, auf denen die Kammer als abgeschlossener Raum erscheint.

Der Lage nach erstreckt sich das Herz fast quer von rechts nach links durch den Körper, der Vorhof rechts, die Kammer mehr nach links gelegen, wie es auch beim erwachsenen Thiere der Fall ist. Das ganze Organ dreht sich nur etwas in die Längsachse des Körpers, eine schiefe Lage behält es aber stets bei.

Zum Schlusse will ich nun noch eine bisher ganz unberücksichtigt gelassene Figur besprechen, nämlich Fig. 104 auf Taf. XXXVI. Wir sehen hier innerhalb einer ziemlich weiten Höhlung, dem Perikard, einen massiven Zellenstrang liegen, der durch einen tiefen Einschnitt in einen kleineren und größeren Abschnitt getheilt ist, derart, dass zwischen beiden eine enge Verbindungsbrücke bestehen bleibt. Nach allem Bisherigen müssen wir diese beiden Abschnitte als Vorhof und Kammer ansprechen, den Einschnitt zwischen beiden als Stelle des Septums. Es stellt diese Figur das Herz in stärkster

Systole dar, hervorgerufen, und dies ist das Interessanteste hierbei, durch die Art der Konservirung. Der Embryo, von dem dieser Schnitt stammt, wurde nämlich mit Pikrinschwefelsäure behandelt, und alle derartig behandelten Embryonen zeigten mir diese Bilder (auf späteren Stadien mit engem Lumen) mit so absoluter Sicherheit, dass ich aus dem Verhalten des Herzens auf die Art der Konservirung schließen konnte. Das entgegengesetzte Verhalten zeigen die mit Sublimat behandelten Embryonen, hier findet sich das Herz stets in Diastole, ein mittleres und wohl natürlichstes Verhalten ruft HERMAN'sche Lösung hervor.

Diese Beobachtung verdient ein besonderes Interesse desshalb, weil sie zeigt, wie sehr unter Umständen die Beobachtung von der Art der Konservirung abhängig ist und von ihr beeinflusst wird, wie die einseitige Anwendung einer einzigen Methode leicht zu fundamentalen Irrthümern führen kann. So würde hier ein Beobachter, der nur mit Pikrinschwefelsäure behandelte Objekte vor sich gehabt hätte, sicherlich über die Anlage der Herzhöhle auf falsche Bahnen geleitet worden sein. Auch mir haben diese Präparate Anfangs große Schwierigkeiten gemacht, da das Fehlen einer centralen Höhlung mit meinen anderen Serien in direktem Widerspruch zu stehen schien.

Wenden wir uns nunmehr, nachdem wir das Herz in seiner vollen Entwicklung kennen gelernt haben, zu der bisher vernachlässigten Perikardbildung. Wir müssen zu diesem Zwecke wieder auf verhältnismäßig junge Stadien zurückgehen. Als Ausgangspunkt möge ein Stadium der Herzentwicklung wie etwa Fig. 106 auf Tafel XXXVI dienen, welches uns das Herzrohr im Querschnitt zeigt. Vom Perikard ist noch keine Spur vorhanden. Ein etwas älteres Stadium dagegen (Fig. 107) lässt sofort einen sehr bemerkenswerthen Unterschied erkennen. Zur Erläuterung des Folgenden will ich hier kurz einschieben, dass wir diese ganze Anlage am besten auf Querschnitten des Herzens verfolgen, natürlich in stetem Vergleiche mit Längsschnitten. Fig. 107 zeigt also, wie der Herzschlauch die ganze Breite zwischen Lungenhöhle und Schalendrüse eingenommen hat und wie ferner außer der Herzhöhlung innerhalb des Herzstranges noch weitere Spalträume aufgetreten sind, unter denen namentlich zwei zu unterscheiden sind. Der eine liegt mehr nach hinten und dorsalwärts, direkt unter dem Schalendrüsenepithel (*h.pk*), der andere nach vorn gegen die Lungenhöhle zu (*v.pk*). (Vgl. hiermit Serie I,

g—k auf Taf. XXXVIII. Noch deutlicher prägen sich beide Spalträume auf den beiden folgenden Stadien aus, in Fig. 108 ist die Zunahme noch gering, in Fig. 109 aber haben sie das Herz schon nahezu umschlossen (vgl. Serie II, *e—i* auf Taf. XXXVIII und XXXIX). Das Zustandekommen dieser Spalträume ist auf eine Ansammlung von Flüssigkeit innerhalb des ursprünglichen Herzstranges zurückzuführen, die Wandung des Perikards wird also direkt gebildet von der äußeren sich loslösenden Schicht des Herzschlauches, aber nicht etwa von neu hinzutretenden Mesenchymzellen, wie man vielleicht vermuthen könnte und wie, wie wir weiter unten sehen werden, auch bereits geäußert worden ist. Der innige Zusammenhang beider Schichten schließt einen solchen Bildungsprocess vollkommen aus, zumal auf jungen Stadien bereits die ganze Herzanlage so dicht Schalendrüse wie namentlich Lungenhöhle anliegt, dass neue Zellen gar keinen Raum zu weiterem Eindringen hätten. Nie bemerkt man außerdem in der Umgebung irgend wie eine besondere Verdichtung oder ein Zuwandern von Mesodermzellen, sondern sie erfüllen ganz gleichmäßig die Leibeshöhle, ohne von diesen Vorgängen im geringsten berührt zu werden. Hätte man nur spätere Stadien vor sich, wie etwa von Fig. 110 an, so würde eine solche Auffassung vielleicht plausibler erscheinen, aber in Rücksicht auf die jüngeren Stadien, die natürlich allein Ausschlag gebend sein könnten, ist ein solches Verhalten ganz undenkbar.

Die Lage der beiden zuerst auftretenden Spalträume ist eine ganz konstante, stets lassen sie sich auf diesen Altersstadien in der gleichen typischen Weise darthun. Der hintere, dorsale Spaltraum (*h.pk*) ist schmäler und ausgebreiteter als der vordere, ventrale (*v.pk*), der sich durch seine Geräumigkeit auszeichnet und mit einem Zipfel schon frühzeitig weit nach rechts reicht, eine Stelle, die genau der späteren Einmündung des Perikardialnierenganges entspricht, ja an dieser Stelle erfolgt überhaupt die erste Anlage (Fig. 107), während die Niere ebenfalls schon frühe eine Ausbuchtung in die Nähe dieser Stelle sendet.

Die sich allmählich immer mehr ausdehnenden Spalträume schälen den Herzschlauch gleichsam aus einer Hülle heraus, und die Hülle bildet dann das Perikard. In Fig. 109 sind die Verbindungsbrücken beider Zellschichten schon weniger zahlreich und breit als in Fig. 108. Gegenüber Fig. 107 bemerkt man, wie das dort noch reichlich an der Lungenhöhle aufgehäufte Bildungsmaterial, welches sich in Fig. 108 bereits durch einen feinen Spalt vom Herzschlauch

getrennt hat, nunmehr zum größeren Theile bereits in der Bildung des Perikards aufgegangen ist, um schließlich in Fig. 110 einen weiten, aus einschichtigem Epithel bestehenden Sack zu bilden, der nur noch an der Stelle, wo früher die Hauptmasse des Bildungsmaterials angehäuft war, nämlich an der Lungenhöhle, mehrschichtig ist. Schließlich reißen auch noch die letzten Verbindungsbrücken ein, und der Herzschlauch ragt frei in das Perikard hinein (Fig. 111 auf Taf. XXXVII). Die vollständige Abschnürung des Herzschlauches, die aber natürlich nur so weit zu verstehen ist, dass sowohl am Ende des Vorhofes wie der Kammer Herz und Perikard kontinuirlich zusammenhängen, erfolgt derart, dass nach der Seite der Kammer hin die Perikardialhöhle vor Allem dorsalwärts um sich greift, während ventralwärts die Verlöthung, resp. der Übergang in die Aorta vor sich geht (Fig. 111). Dass aber nach der Mitte der Kammer zu auch ventralwärts das Perikard sich vom Herzschlauch völlig trennt, das zeigt Fig. 112 auf Taf. XXXVII. Nach dem Vorhofe zu greift dagegen die Perikardialhöhle nur wenig über das Septum hinaus vor, seine stärkste Ausbildung liegt zunächst nur auf der Seite der Kammer, von welcher Region auch die Querschnittserie stammt, die ganze Anlage beginnt überhaupt auf der Seite der Kammer.

Die eben geschilderten, etwas komplicirten Verhältnisse erläutern am besten zum Schlusse noch einige der Längsschnitte des Herzens. Zunächst zeigen uns die Figg. 100 und 101 auf Tafel XXXVI den oben »vorderen« genannten Spaltraum deutlich in einer noch geringeren Ausdehnung (*pk*), während in Fig. 102 das Perikard die Kammer bereits vollständig frei gelegt hat, am Vorhof aber nicht über das Septum hinaus vorgedrungen ist. Ähnlich ist die Ausbildung des Perikards in Fig. 103, wo es durch das diastolische Herz fast ganz verdrängt ist. Schließlich zeigen die Figg. 104 und 105 den Herzschlauch frei in dem Perikard liegen, nur an beiden Enden mit ihm verlöthend (in beiden Fällen ist nur die Verlöthungsstelle mit dem Vorhofe getroffen). Der Vorhof ist jetzt auch schon zum größten Theile vom Perikard losgelöst. Fig. 105 erläutert zugleich auch die Art der Niereneinmündung, welche auf dem Schnitte mit getroffen wurde (*png*). Die freie Lage des Herzschlauches im Perikard zeigen uns schließlich auch noch Querschnitte der ganzen Anlage wie auf den Figg. 121 und 122 auf Taf. XXXVII.

Schließlich will ich zur Erläuterung der oben geschilderten Verhältnisse noch eine Serienreihe vorlegen, welche die Perikardbildung in einem mittleren Stadium der Entwicklung zeigt (siehe Serie IV auf

Taf. XL). Wir schreiten von der rechten Seite zur linken fort und beginnen in Fig. IV*a* mit dem Vorhofe, der über dem Nierenkanal im Querschnitt getroffen ist. IV*b* zeigt das Auftreten des äußersten Perikardzipfels (*vpk*) mit der Einmündung des Perikardnierenganges (*png*), IV*c* die Vergrößerung des vorderen Perikardialraumes und Hinzutreten eines zweiten, nach hinten gelegenen (*h.pk*), welches Verhältnis auch in IV*d* gewahrt bleibt, wo wir übrigens bereits die Kammer im Querschnitt vor uns haben. In IV*e* verschmelzen dorsalwärts über der Kammer beide Hohlräume, um endlich in IV*f* wieder zu schwinden, während der Herzschlauch in ein Lymphgefäß (*lg*) überführt.

Das Hauptergebnis unserer Untersuchung in diesem Kapitel hätten wir also darin zu suchen, dass nicht das Perikard das Primäre ist, aus dessen Wandung sich der Herzschlauch entwickelt, sondern dass gerade umgekehrt der Herzschlauch das Primäre ist, und sich von diesem erst das Perikard durch Abspaltung bildet. Gehen wir in der Anlage noch weiter zurück, so treffen wir auf den aus Ektodermzellen bestehenden Zellenhaufen, es kann also keine Frage sein, — so unwahrscheinlich es auch klingen mag —, bei Limax maximus sind Herz und Perikard rein ektodermale Bildungen. Es fragt sich nun, wie sich hierzu die bisher vorhandene Litteratur stellt.

Stellen wir zunächst die meinen Beobachtungen am nächsten kommenden Untersuchungen zusammen. Sehr auffallend ist es, dass wir in der ältesten Arbeit über die Entwicklung von Limax, in derjenigen von van Beneden und Windischman, bereits ganz ähnliche Angaben über die Herzentwicklung finden, wie die hier vorgetragenen. Das Herz erscheint zunächst als rundliche, einheitliche Höhlung, die sich durch eine Einschnürung in der Mitte in Vorhof und Kammer zerlegt. Alsdann tritt eine Membran um diese Anlage auf, eben das Perikard.

Weiter lässt Lereboullet bei Limnaeus zuerst das Herz mit Vorhof und Kammer entstehen, dann erst das Perikard.

Hieran schließen sich die Untersuchungen Fol's an Wasserpulmonaten. Danach entsteht hier das Herz als ein Hohlraum im Mesoderm, der von platten Zellen umgeben ist und sich in Vorhof und Kammer theilt. Das Perikard freilich soll sich dann durch eine Umhüllung von Mesodermzellen bilden, wahrscheinlich aber wird die Perikardbildung hier in gleicher Weise wie bei Limax verlaufen, da der Delaminationsprocess beim Fehlen nur weniger Zwischenstadien leicht übersehen oder falsch gedeutet werden kann (vgl. übrigens meine Bemerkungen oben über diesen Punkt). Die Differenzirung

der Herzwandung in Endothel- und Muskelzellen hat FOL eben so wie die meisten folgenden Beobachter richtig beschrieben. An den Landpulmonaten hat er nur Weniges über die Herzanlage ermitteln können, dieses steht in Übereinstimmung mit den Wasserpulmonaten.

GEGENBAUR's Angaben über die Herzentwicklung von Limax agrestis sind zu spärlich, als dass sie hier mit Nutzen verwandt werden könnten, bei Clausilia soll es als ein Zellhaufen über der Leber entstehen, der sich durch eine ringförmige Einschnürung in Vorhof und Kammer theilt.

Auf SCHALFEEW's Ansichten über die Herz-Nierenbildung von Limax komme ich erst weiter unten zurück.

Leider hat RABL bei Planorbis die Herzentwicklung nicht zu verfolgen vermocht, den kleinen, freilich nach ihm mesodermalen Zellhaufen, in dem wir die ganze Herz-Nierenanlage erkannt haben, hat er von allen bisherigen Beobachtern allein bereits mit voller Schärfe beschrieben, bei der Nierenentwicklung komme ich darauf zurück.

Von Wichtigkeit sind weiterhin die Beobachtungen JOYEUX-LAFFUIE's an Onchidium celticum. Zwar ist seine Darstellung etwas unklar, wie bereits v. ERLANGER hervorhebt, aber ich will versuchen, auf Grund meiner oben dargelegten Anschauungen das Verständnis derselben zu erleichtern. Zunächst treten zwei mit einander kommunicirende Bläschen auf, Vorhof und Kammer, welche Kontraktionen auszuführen vermögen. Die nun folgende Beschreibung ist so zu erklären, dass sich von der Wandung dieses Herzschlauches, der mitten im Mesenchym liegt und sich so nur schwer abhebt, das Perikard loslöst, die vorher nicht sichtbaren Wände des Herzschlauches werden dadurch frei und treten nun klar zu Tage. Man sieht also, wie ungezwungen sich Onchidium in seiner Herzentwicklung an Limax anschließen lässt.

Von höchster Bedeutung für meine Auffassung sind endlich die Beobachtungen FOL's an einer etwas entfernteren Gruppe, den Pteropoden. Dicht neben der Niere, die sich aus einer Ektodermverdickung bildet, entsteht das Herz aus einer Anhäufung von Mesodermzellen, so dass dann zwei kleine Bläschen eng neben einander liegen. Wenn es auch voreilig wäre, hier ohne Weiteres ebenfalls eine gemeinsame Anlage anzunehmen, deren Trennung FOL übersehen hätte, so ist dies doch jedenfalls nicht ausgeschlossen. Sicher ist, dass das Herzlumen auch hier das Primäre ist, das Perikard das Sekundäre, welch letzteres freilich hier ebenfalls sich durch eine Um-

hüllung von Mesodermzellen bilden soll. Seine Beschreibung, wie der Perikardial-Nierengang zuerst unmittelbar an der Herzwand mündet und beim Auftreten des Perikards sich in diesen öffnet, entspricht vollkommen den Verhältnissen bei Limax maximus.

Bei Nassa giebt BOBRETZKY die Herzentwicklung nur andeutungsweise an, indem am Grunde der Kiemenhöhle eine kompakte Anhäufung von Mesodermzellen auftritt, in welcher sich späterhin eine Höhle bildet, aus der das definitive Herz hervorgeht. Leider sind diese Angaben zu unklar, um sichere Schlüsse daraus zu ziehen, jedoch will ich hervorheben, dass er im Texte nichts von einem Perikard erwähnt und dass er das Herz nur als dickwandiges Bläschen zeichnet (siehe seine Fig. 22 auf seiner Taf. IX).

Nunmehr komme ich zu einer Reihe von Untersuchungen, die mit meinen Resultaten in direktestem Widerspruche stehen, in so fern sie das Perikard als das Primäre hinstellen, den Herzschlauch erst sekundär davon ableiten, ich meine hier vor Allem die Entwicklung von Paludina, wie sie uns von BÜTSCHLI und dann von v. ERLANGER dargestellt wird. Die erste, paarige Anlage des Perikards besteht aus zwei Mesodermhaufen, die ein deutliches Lumen besitzen, mit einander verschmelzen und zunächst noch durch ein Septum getrennt, schließlich einen einheitlichen Raum bilden. Das Herz entsteht in diesem weiten Sacke als eine Einstülpung an der hinteren Wand, eine lange, sich zum Herzschlauche abschließende Rinne bildend. Vorn und hinten bleibt dieser mit dem Perikard verbunden, eine Einstülpung in der Mitte führt zur Bildung von Vorhof und Kammer. Dies ist in kurzen Zügen die v. ERLANGERsche Darstellung. Schärfere Gegensätze als zwischen unseren beiden Entwicklungsmoden kann es kaum geben, es ist vor der Hand unmöglich, beide irgend wie in Beziehungen zu setzen, ehe nicht entweder durch erneute Untersuchungen die eine oder die andere in anderem Lichte erscheint, oder aber vermittelnde Zwischenstufen aufgefunden werden, was freilich nicht leicht vorstellbar ist.

Die frühesten Stadien der Perikardbildung nach v. ERLANGER's Angaben haben übrigens durch TÖNNIGES eine theilweise Bestätigung erfahren, nur besteht die erste Anlage in zwei soliden Anhäufungen von Mesodermzellen, die dicht dem Ektoderm anliegen, dann einen Hohlraum in ihrem Inneren bilden und schließlich zu einer einheitlichen Höhle verschmelzen. So weit gehen die Beobachtungen von TÖNNIGES, er spricht zwar dann noch von der Bildung des Herzens als einer Einfaltung der Perikardialwand, unterlässt aber leider,

gerade diese unmittelbar folgenden Stadien, die von größter Bedeutung wären, in Schnitten näher darzulegen.

Wenn v. ERLANGER zu seinen Gunsten die Angaben SCHALFEEW's über Limax agrestis verwerthet, so ist hier zu bemerken, dass dessen Angaben sicherlich auf vollständig falscher Basis beruhen hervorgerufen durch das Fehlen einer großen Zahl von Zwischenstufen. Nach SCHALFEEW soll nämlich das Perikard aus einem kompakten Zellenhaufen entstehen, der sich aushöhlt. An der unteren Wand des Perikards soll dann durch eine Verdickung das Herz entstehen. Es ist keine Frage, dass er die Herzhöhle mit der Perikardhöhle verwechselt hat und dass seine Herzbildung auf einer falschen Deutung späterer Stadien beruht. (Im Übrigen vgl. über denselben Punkt unter »Niere«.)

Was nun Bythinia betrifft, so scheinen mir hier die von v. ERLANGER gegebenen Stadien durchaus nicht so sicher die Übereinstimmung mit Paludina zu beweisen, wie dieser Autor möchte. Die früheste Anlage des Herzens, die er darstellt, ist durch sein Stadium *J* repräsentirt, wo das Perikard erst wenig größer ist als die Niere, wo aber die Bildung des Herzens schon weit vorgeschritten ist. Man vergleiche den diesem Stadium *J* entsprechenden Schnitt in Fig. 14 seiner Taf. XXVI, welcher die erste Herzanlage darstellen soll, mit meinen Bildern, und man wird sofort erkennen, dass er den ältesten Stadien meiner Darstellung vollständig entspricht siehe meine Figg. 110 und 111 etwa). Dass das Herzlumen bei v. ERLANGER nach außen führt, beruht darauf, dass der Schnitt nahe der Einmündung in die Aorta geführt ist (vgl. meine Fig. *f* auf Serie IV). Auf jeden Fall fehlen die Zwischenstufen zwischen diesem Stadium *J* und den vorhergehenden *G* und *H*. Ich vermisse den Beweis, dass der auf diesen Stadien als Perikard gedeutete Hohlraum auch wirklich dieses ist und nicht etwa der Herzschlauch selbst, aus dem sekundär das Perikard hervorgeht. Nicht bewiesen erscheint mir ferner die Auffassung der Herz-Nierenanlage als Rest eines ursprünglich paarigen Cöloms, man betrachte die Fig. 9 seiner Taf. XXVI, sie passt sofort in die von mir aufgestellte Entwicklungsreihe hinein (vgl. meine Fig. 96 auf Taf. XXXV), indem wir hier die erste Differenzirung aus dem gemeinsamen Zellenhaufen seiner Fig. 8 vor uns haben. Das frühere Schicksal dieses Zellhaufens scheint mir durchaus noch nicht in genügender Weise klar gestellt zu sein.

Die Angaben SARASIN's sind leider über diesen Punkt zu spärlich, als dass man daraus ein sicheres Urtheil gewinnen könnte, nach

ihm entsteht der Herzbeutel aus einer Anzahl von Mesodermzellen. Das von ihm gegebene Stadium der Herzentwicklung ist ebenfalls zu alt, die ganze Anlage ist bereits scharf differenzirt, eine Entscheidung, welches Lumen das primäre ist, nicht mehr möglich.

Am energischsten tritt neben v. ERLANGER für die Existenz eines Cöloms bei den Mollusken SALENSKY ein. Das Mesoderm, aus welchem das Perikard hervorgeht, soll unpaar unter der Schalendrüse direkt aus dem Ektoderm hervorgehen, in seinem Inneren eine Höhlung entstehen lassen und so das Perikard darstellen, aus dessen Wandung sich schließlich der Herzschlauch herausbildet. So verlockend es für mich wäre, diese Beobachtungen in dem Sinne umzudeuten, dass die ektodermale Wucherungsstelle unter der Schalendrüse nicht einen Bildungsherd des Mesoderms darstelle, sondern eine direkte Organanlage, eben des Herzens und Perikards, repräsentire, ich wage nicht, allein auf seinen Darstellungen fußend, es zu thun. Seine Bilder erscheinen mir bei Weitem nicht überzeugend genug, die Entstehung von Herz und Perikard kann auch hier bei Vermetus noch nicht als endgültig erledigt betrachtet werden.

Der Vollständigkeit halber will ich weiter hier noch GANIN anführen, der für eine ganze Anzahl von Formen ebenfalls eine Entstehung des Herzens aus einer Verdickung der rückständigen Perikardwandung angiebt. In der Mitte des verlängerten, soliden Herzwulstes bildet sich dann eine Einschnüruug aus, die Atrium und Ventrikel scheidet.

Eine gemeinsame Anlage von Herz und Niere nimmt übrigens auch SALENSKY von Calyptraea an, aber seine Darstellung erscheint mir nicht klar genug. Das Perikard soll sich vor dem Herzen bilden.

Fassen wir endlich das Obige kurz zusammen, so ist nicht zu leugnen, dass meine Auffassung des Herzschlauches als des primären Gebildes durchaus nicht so ganz ohne Stütze da steht, dass namentlich in der Gruppe der Pulmonaten mit Ausnahme der Angaben GANIN's und SCHALFEEW's alle übrigen den von mir geschilderten Typus mehr oder weniger klar erkennen lassen. Die Hauptschwierigkeit einer Verallgemeinerung bietet einzig und allein die Paludina-Entwicklung. Eine Deutung des Perikards als Rest eines Cöloms ist jedenfalls mit meiner Auffassung ganz unvereinbar.

Betreffs der Ableitung des ganzen Organkomplexes aus dem Ektoderm stehe ich ganz vereinzelt bis jetzt da, wenn auch aus

einzelnen der oben besprochenen Untersuchungen sich vielleicht Andeutungen eines derartigen Processes herauslesen ließen. Jedoch halte ich ein noch weiteres Eingehen darauf zunächst für wenig ersprießlich, und nur erneute Untersuchungen werden die Berechtigung meiner Auffassung zu stützen, und ihre Ausdehnung auf andere Formen zu bestimmen vermögen.

Man könnte vielleicht versucht sein, die vollständige oder theilweise Entstehung des Mesoderms aus dem Ektoderm (Tönniges von Paludina, Wierzejski von Physa) mit diesen Vorgängen in Beziehung zu setzen. Ich kann mich hiermit nicht einverstanden erklären. Hier tritt die ganze Schwierigkeit in der Definirung und Bedeutung des Begriffes »Mesoderm« hervor. Etwa anzunehmen, dass die Herz-Nierenanlage solche verspätet austretende Mesodermzellen seien, halte ich für ein Unding, mit ganz demselben Rechte könnte man die schon früher sich anlegende Otololithenblase oder die gleichzeitig entstehenden Pedalganglien für Mesodermgebilde halten, und dies wird sicherlich Niemand einfallen. Nun ist aber auch bei Limax maximus sicher eine Urmesodermzelle vorhanden; was aus ihr hervorgeht, ist allein Bindegewebe nebst Gefäßen und Muskelgewebe. Wie sich dieses Verhältnis bei anderen Formen gestaltet, das müssen eben erneute Untersuchungen lehren.

Betreffs der Entstehung der Genitalzellen vermag ich zur Zeit noch nichts absolut Sicheres anzugeben, doch nehmen diese eine in den verschiedensten Thierklassen mehr und mehr hervortretende Sonderstellung gegenüber den anderen Organen ein.

8. Definitive Niere.

Wie beim Herzen, so nehmen wir auch bei der Niere unseren Ausgangspunkt von dem Stadium, wo sich in der gemeinsamen Anlage die Trennung beider Organsysteme vollzogen hat. Diese Trennung habe ich bereits oben in Kapitel 6 beschrieben, so dass wir direkt daran anknüpfen können. Die Niere besteht also bereits aus zwei verschiedenen, zunächst noch von einander getrennten Theilen, einmal dem Nierenbläschen (*n*) und dann einer Einsenkung des Ektoderms (*n.e*), welche in Fig. 94 eben angedeutet, in Fig. 95 schon schärfer ausgeprägt ist, und in Fig. 96 bereits eine beträchtliche Tiefe erlangt hat. Diese Einsenkung, welche den Ausführgang der Niere in seiner ersten Anlage darstellt, drängt im Vereine mit der Lungenhöhle die ganze Herz-Nierenanlage ins Innere, wie oben bereits aus einander gesetzt ist.

Ein etwas älteres Stadium der Vertiefung des ektodermalen Ausführganges und des Wachsthums des Nierenbläschens stellt Fig. 113 auf Taf. XXXVII dar im Querschnitte, während Fig. 106 auf Taf. XXXVI in einem Sagittalschnitte allein den nunmehr weit nach innen geschobenen Nierenkanal (*n*) zeigt, unmittelbar unter dem Herzschlauche gelegen. Eine weitere Differenzirung erläutert das nächstfolgende Stadium der Fig. 114 auf Taf. XXXVII, welche einen Sagittalschnitt darstellt. Wir sehen nämlich, wie sich hier ein Zapfen vom Nierenkanal aus gegen die Herzwandung hin vorschiebt (*png*) und direkt an dieselbe anstößt; es ist hierin die erste Anlage des Perikardialnierenganges zu suchen, d. h. des Ganges, der die direkte Kommunikation zwischen Perikard und Niere darstellt. Der Ausführgang hat inzwischen ebenfalls einige Modifikationen erlitten, er hat sich an seinem inneren Ende stark plattenförmig erweitert, liegt dem Nierenbläschen dicht an und führt durch einen ganz kurzen Kanal in eine Rinne der Mantelhöhle nach außen (vgl. Serie I, *prh*). Noch klarer werden diese Verhältnisse auf Frontalschnitten. Fig. 115 auf Taf. XXXVII zeigt zunächst den plattenförmig erweiterten Ausführgang (*prh*) im Querschnitt; wie eine Verfolgung der Serie lehrt, führt er in einem kleinen Bogen nach außen. Ihm hart anliegend erkennen wir hierauf das Nierenbläschen, welches aber jetzt nicht mehr einen einfachen Schlauch darstellt, sondern eine Differenzirung in drei Äste erlitten hat. Der eine nach der Schalendrüse zu gerichtete bildet die eigentliche Niere (*n*), der zweite nach dem Ausführgang hin bezeichnet die Stelle der späteren Vereinigung beider Theile, und schließlich der dritte, der sich einem von unregelmäßigen Zellen umschlossenen kleinen Spaltraume, dem äußersten Zipfel des Perikards, anlegt, den Perikardialnierengang (*png*). Hiermit sind alle Theile der Niere gegeben, sie bedürfen jetzt nur noch der Vereinigung und weiteren Ausbildung.

Die bisherigen Resultate will ich kurz nochmals an der Betrachtung einiger Schnittserien zusammenfassen. Serie I und II (Taf. XXXVIII und XXXIX) entsprechen etwa dem bislang geschilderten Stadium, erstere etwas jünger, letztere etwas weiter ausgebildet. Auf dem Schnitte *a* der Serie I erkennen wir die Mündung des Ausführganges in eine Rinne (*seh*), auf *b* und *c* den Übergang in den plattenartig erweiterten Theil desselben (*prh*), auf *d* letzteren selbst im Flachschnitte, auf *e* dessen Übergang in den eigentlichen Nierenkanal (*n*), auf *f* letzteren selbst im Querschnitt, auf *g* den gegen die Herzanlage vorspringenden Zapfen (*png*) und auf *h* schließlich den Endzipfel des Nierenkanals.

Dieselben Verhältnisse, nur etwas weiter vorgeschritten, zeigt Serie II, wir bemerken die Verlängerung des Ausführganges (*b* und *c* und diejenige des zur Herzanlage führenden Zapfens (*e*).

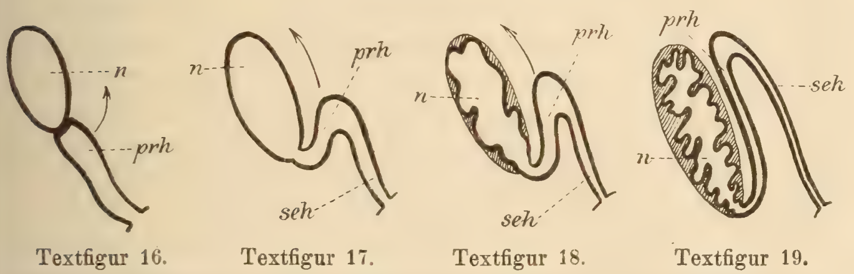
Fahren wir jetzt in der Betrachtung der Entwicklung weiter fort In Fig. 116 auf Taf. XXXVII sind die einzelnen Schenkel der Niere noch schärfer ausgeprägt als in Fig. 115, im Inneren der Niere erkennen wir nunmehr auch einen Spaltraum, der das künftige Lumen des ganzen Organs darstellt. Die Verbindung mit dem Ausführgang ist noch nicht hergestellt, eine solche (*c*) zeigt uns erst das Stadium von Fig. 117, wo allerdings die beiden anderen Äste nur in ihrem Ursprunge getroffen sind. Der mit der Niere in Kommunikation stehende Theil des Ausführganges (*prh*) führt in einem Bogen zu der ebenfalls getroffenen Mantelhöhle (*m.h*) nach außen.

Betreffs des Ausführganges will ich hier gleich hervorheben, behufs leichterer Verständigung, dass wir in dem erweiterten Theile des Ausführganges, der aus einer Ektodermeinstülpung hervorgegangen ist, den primären Ureter oder rücklaufenden Schenkel vor uns haben, während der durch die Rinne in der Mantelhöhle gebildete und später durch Verschluss derselben zum Kanal sich abschließende Theil den sekundären Ureter darstellt. Diese Verhältnisse werden uns später noch sehr genau zu beschäftigen haben, für jetzt genügen diese Bemerkungen.

Eine völlige Vereinigung aller Theile zeigt uns schließlich Fig. 118. Der Schnitt ist durch eine Ebene geführt, in welcher beide Mündungen der Niere liegen, sowohl nach der inneren, wie nach der Außenseite hin. Zunächst erkennen wir sofort den bauchig aufgetriebenen eigentlichen Nierentheil (*n*), der also jetzt bereits ein weites Lumen besitzt. Von diesem ausgehend sehen wir rechts sich mit enger, eben durchbrechender Öffnung einen runden Kanal anlegen, den äußersten Zipfel des primären Ureters (*prh*). Links von der Niere liegt, durch eine mehrschichtige Epithelgrenze geschieden, ein zweiter Hohlraum, das Perikard (*pk*), und beide verbindet ein scheinbar massiver Zellstrang. Dieser Strang ist nichts weiter, als die Wand des bogenförmig verlaufenden Perikardialnierenganges (*png*), dessen Öffnung nach der Niere zu nur angedeutet, nach dem Perikard dagegen deutlich erhalten ist und den bereits vollzogenen Durchbruch im Gegensatz zu Fig. 115 und 116 zeigt. Sehr klar tritt auf diesem Schnitte die vollständige Ausfüllung des Raumes zwischen Schalendrüse und Lungenhöhle durch Herz und Niere hervor.

Wiederum will ich zur nochmaligen Erläuterung des bis jetzt erreichten Stadiums eine Schnittserie geben (Serie III, Taf. XXXIX und XL), und zwar diesmal in Frontalschnitten. Fig. *a* zeigt eine Rinne, das Ende des sekundären Ureters (*seh*), Fig. *b* und *c* den bogenförmigen Verlauf desselben nach innen mit seinem bereits geschlossenen Theile, Fig. *d* seinen Übergang in den primären Ureter (*prh*) und zugleich die ersten Schnitte des Nierenkanals (*n*), Fig. *e* und *f* die Ausbildung des Perikardialnierenganges (*png*) und seine Einmündung in das Perikard, Fig. *g* und *h* das Näherrücken und Verschmelzen von Nierensack und primärem Ureter, Fig. *i* die abermalige Trennung beider und Fig. *k* schließlich das Schwinden des letzteren und Verbreiterung des Nierensackes über das Herz hin.

Von Bedeutung ist auf dieser Serie vor Allem die scharf ausgeprägte Krümmung des Ausführganges, die primären und sekundären Ureter klarer unterscheiden lässt, wenn auch eine absolute Grenze zwischen beiden nicht zu ziehen ist. Wir haben uns diesen Process



Textfigur 16. Textfigur 17. Textfigur 18. Textfigur 19.

Schematische Darstellung der Ausbildung und Verschiebung vom primärem und sekundärem Harnleiter. Das Weitere im Texte. Bezeichnungen wie vorher.

derart vorzustellen, dass der plattenartig erweiterte primäre Ureter sich gegen die Niere umzuschlagen beginnt, wobei die Einmündungsstelle als Fixpunkt der ganzen Bewegung dient. Der am anderen Ende der Platte sich anschließende sekundäre Ureter wird durch diese Bewegung gezwungen, sich immer länger ins Innere auszuziehen. Vielleicht tragen zum Verständnis dieser Vorgänge einige Schemata bei, die ich in engem Anschlusse an Behme's Figuren, der dieselben Verhältnisse bei Helix untersucht hat, nach Kombinationen meiner Schnittserien frei entworfen habe.

Textfig. 16 stellt uns die früheste Entwicklungsstufe dieser Vorgänge dar, ein von außen kommender Kanal stößt dicht an das Nierenbläschen an. In Textfig. 17, dem darauf folgenden Stadium,

ist der Durchbruch erfolgt, der primäre Harnleiter hat eine Drehung in der Richtung des Pfeiles erfahren, während der sekundäre Ureter durch Zuwachs von außen sich verlängert hat und nach innen derselben Richtung folgt. Weiter vorgeschritten ist dieser Process in Textfig. 18, so dass wir jetzt zwei über einander geschobene Platten vor uns haben, die aber noch durch Mesenchymzellen ziemlich weit von einander getrennt sind, entsprechend etwa der Fig. 120 auf Taf. XXXVII. Die Kommunikation beider Theile ist sehr weit, eben so hat der Perikardial-Nierengang jetzt seine volle Ausbildung erlangt (Fig. 119).

Eine weitere Komplikation tritt uns im eigentlichen Nierensack selbst entgegen und besteht in einer Faltung seiner Wandung, schwächer ausgebildet in Fig. 121 und 122, stärker bereits in Fig. 123. Auch die Weiterentwicklung der übrigen Theile, ihre oben angedeuteten Wachsthums- und Verlagerungserscheinungen treten auf diesen Schnitten klar zu Tage. Auf Fig. 121 sehen wir in einem älteren Stadium den Perikardialnierengang vom Perikard zur Niere ziehen. Letztere schiebt sich allmählich über das Perikard hinweg (Fig. 122), und in derselben Richtung folgt ihr der primäre Ureter, der schließlich der Niere dicht anliegt (Fig. 123). Die Kommunikation beider Säcke (*c*) zeigt uns Fig. 122 auf dem Altersstadium von Fig. 121. Auf Fig. 123 sehen wir schließlich außer Perikard, Niere und primärem Harnleiter auch noch den sekundären nebst der Rinne (*seh*), in welche letzterer einmündet, getroffen.

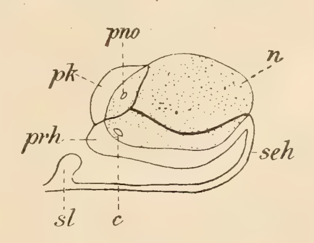
Wir haben jetzt im Ganzen bereits das Stadium vor uns, welches Textfig. 19 schematisch als Ergänzung der oben besprochenen Verhältnisse darstellt.

Um das Ganze zu vervollständigen, seien zum Schlusse noch zwei Stadien gegeben, welche uns das Organ in seiner vollen Funktion darstellen. Betrachten wir zunächst Fig. 125 auf Taf. XXXVII. Etwas Neues zeigt uns dieses Stadium nur in so fern, als das Organ seine sekretorische Thätigkeit nunmehr begonnen hat, wie die zahlreichen von Konkrementen erfüllten Vacuolen beweisen. Die Falten haben sich stark vertieft, und in dieselben sind zu ihrer Stütze Mesenchymzellen eingewandert, ein Process, der sich schon auf jüngeren Stadien, wie etwa Fig. 121—123 bemerkbar macht. Die Niere einer erwachsenen Schnecke zeichnet sich vor diesem Stadium nur durch die weitere Verästelung der Nierenkanälchen aus. Mit der Niere in Kommunikation sehen wir einen engen Kanal, der weiter nichts ist als ein Schnitt durch den die Niere umkleidenden primären Harnleiter

(*prh*), der sich jetzt sehr stark abgeplattet hat und der Niere dicht anliegt. In einem Winkel gelangen wir aus diesem Theile in einen zweiten Kanal (*seh*), den sekundären Harnleiter, der schließlich auf einem wenig entfernten Schnitte an der rechten Seite nach außen mündet. Der ganze Komplex liegt dicht dem Perikard an.

Eine sehr instruktive Ergänzung zu diesem Schnitte giebt Fig. 124 auf Taf. XXXVII. Die Schnittrichtung steht senkrecht auf Fig. 125 und verläuft durch die Längsachse des Komplexes an der Stelle der Einmündung des primären Ureters in die Niere. Zu oberst an dem Schnitte treffen wir auf das untere Epithel der Schalendrüse (*i.sd*). Darunter liegt linkerseits ein kleiner Zipfel der Niere (*n*), an einigen vacuolisirten Zellen kenntlich, links davon die Kommunikation mit dem primären Ureter (*c*), und noch weiter nach links der Querschnitt des sekundären Ureters (*seh*). Wenden wir uns nunmehr nach der rechten Seite (auf dieser einen Figur müssen rechts und links vertauscht werden, um mit der Wirklichkeit übereinzustimmen, es hängt dies natürlich von dem Auflegen der Serie ab), so finden wir hier den größten Theil des Schnittes vom Perikard eingenommen, direkt unter der oberen Kommunikationsstelle (*c*) zwischen Niere und primärem Harnleiter liegt aber eine zweite, diejenige zwischen Perikard (*pk*) und Niere (*n*); der kurze Gang, der sich an das Perikard nach links anschließt, ist der Perikardial-Nierengang (*png*). Abgeschlossen wird das Ganze nach unten durch die Lungenhöhle (*lh*), wir haben also schon jetzt, ganz wie beim erwachsenen Thiere, den Herz-Nierenkomplex frei als einen Sack in der Lungenhöhle hängen.

Vielleicht erleichtert es den Überblick über diese Verhältnisse, wenn ich zum Schlusse eine schematisirte Darstellung der gegenseitigen Lagerung der hier in Frage kommenden Organe beim erwachsenen Thiere gebe, wie ich sie SIMROTH's »Versuch einer Naturgeschichte deutscher Nacktschnecken« entnehme. Ich brauche der Figur kaum etwas hinzuzufügen, man wird die direkten Beziehungen zu meinen zuletzt geschilderten Stadien sofort erkennen.



Textfigur 20.
Darstellung der Lagebeziehung von Perikard, Niere und Harnleiter bei Limax maximus. Kopie nach SIMROTH. Bezeichnungen wie vorher, dazu kommen noch: *pno*, Öffnung der Niere in das Perikard und *sl*, Schleimdrüse.

Betreffs der Entwicklung der am Ende des Ausführganges gelegenen Schleimdrüse, mag sie nun wirklich als solche oder als

Theil des Ureters aufgefasst werden, habe ich bis zu den von mir untersuchten Stadien nichts mit Sicherheit ermitteln können.

Wohl bei keinem anderen Organe sind die Angaben betreffs seiner Herleitung schwankender als bei der Niere. Entweder soll sie ganz mesodermal sein, oder ganz ektodermal, oder schließlich sollen beide Keimblätter an ihrer Bildung Theil haben. Ich will versuchen, im Folgenden einen kritischen Überblick unserer bisherigen Kenntnisse im Hinblick auf die oben von mir entwickelten Gesichtspunkte zu entwerfen.

Beginnen wir mit den Angaben, welche die Niere vom Ektoderm ableiten. Hier müssen wir sofort eine Scheidung in Wucherung und Einstülpung vornehmen. Aus einem ektodermalen Zellenwulste leitet FOL die Niere der Wasserpulmonaten ab, freilich sind die Gründe, die er für die Herkunft des Zellhaufens angiebt, nicht durchaus beweisend, aber ich vermuthe, dass es sich um den von mir beobachteten Zellenhaufen auch hier handelt, nur dass FOL ihn erst auf einem späteren Stadium gesehen hat. Die Anlage höhlt sich dann aus und sondert sich in Perikardialnierengang, drüsigen Theil und Ausführgang. Bei den Landpulmonaten soll die frühe Entwicklung ähnlich verlaufen.

Ferner entsteht nach JOYEUX-LAFFUIE die Niere bei Onchidium als eine Zellverdickung am Mantelrande, die in ihrem Inneren einen Hohlraum ausbildet, der sich in eigentliche Nierenhöhle und Ausführgang differenzirt. Nach dem Perikard zu entsendet die Niere einen verlängerten Fortsatz, der mit dem Perikard kommunicirt. Diese Verbindung ist aber hier nur von kurzer Dauer, sie schwindet bald wieder.

Auch bei Bythinia entsteht nach SARASIN die Niere aus einer Ektodermverdickung an der rechten Seite des Embryos. Später tritt in derselben eine Höhlung auf, und mit der Torsion verschiebt sie sich nach links.

Aus dem Ektoderm leitet ferner BOBRETZKY die Niere von Fusus durch Abschnürungen von der Wand der Kiemenhöhle ab, in ähnlicher Weise bei Murex echinatus (?) derselbe Autor und schließlich FOL bei einer entfernteren Gruppe, den Pteropoden. Die Anlage besteht hier aus einer Ektodermverdickung am unteren Rande der Mantelhöhle, sie löst sich los, bildet ein Lumen und einen Ausführgang zur Mantelhöhle aus und tritt mit dem Perikard in Verbindung. Auf die Bedeutung dieser Angaben FOL's bin ich oben bereits eingegangen.

Ebenfalls aus dem Ektoderm, aber durch eine Einstülpung, leiten BRAUN und BEHME die Niere von Helix ab. Es ist offenbar, dass beiden Forschern die jüngste Anlage entgangen ist, sie nehmen die Einstülpung des primären Ureters als die ganze Anlage in Anspruch und haben das Stadium der Verschmelzung der beiden Bestandtheile übersehen. Sehr genau und vollständig korrekt beschreiben sie dagegen die Ausbildung des primären und sekundären Harnleiters, die schematischen Figuren BEHME's haben mir das Verständnis dieser komplicirten Vorgänge erleichtert. Es hieße, mich wiederholen, wenn ich hier noch genauer darauf eingehen wollte, so ähnlich sind die Verhältnisse bei Helix und Limax. Freilich in der Deutung einiger allgemeinen Punkte kann ich nicht mit ihm übereinstimmen, wir werden dies weiter unten sehen.

Eine Betheiligung beider Keimblätter an der Anlage der Niere nimmt zunächst MEURON bei Helix an. Eine ektodermale und eine mesodermale Anlage verschmelzen mit einander, so dass die Grenze zwischen beiden nicht mehr zu ziehen ist. Dies ist nun nicht ganz richtig, wie wir gesehen haben lässt sich diese Grenze stets mit aller Schärfe bestimmen und was die mesodermale Anlage betrifft, so ist es sehr leicht möglich, dass MEURON eben die Auswanderung übersehen hat. Zugleich spricht aber doch diese Angabe für die Berechtigung meiner Deutung der Befunde von BRAUN und BEHME, da auch hier für Helix die Verschmelzung zweier Bestandtheile angegeben wird.

Ich komme nun zu der Entwicklung der Niere von Paludina nach den Angaben v. ERLANGER's. BÜTSCHLI lässt zwar hier die Niere aus einer blindsackartigen Ausstülpung der Mantelhöhle hervorgehen, v. ERLANGER aber betrachtet diese Ausstülpung nur als Ausführgang, der mit einer mesodermalen Anlage verschmilzt. Und zwar bildet sich diese Anlage, eben so wie die Ausführgänge, zunächst paarig aus in Gestalt zweier Ausstülpungen des Perikards, von denen die linke bald wieder schwindet. Die Schwierigkeiten einer Vereinbarung sind hier ganz dieselben wie beim Perikard, sie liegen auch hier in der Auffassung des letzteren begründet. Die Faltenbildung der Niere verläuft in ganz ähnlicher Weise wie bei Limax, auch hier treten in die Falten der Nierenwandung Mesenchymzellen ein.

Da SCHALFEEW's Schilderung der Nierenentwicklung bei Limax, eben so wie die Herzentwicklung, mit v. ERLANGER's Resultaten übereinzustimmen scheint, so will ich dieselbe hier kurz anfügen.

Nach ihm soll sich an der Dorsalwand des Perikards eine Falte bilden, welche dasselbe in zwei Theile zerlegt, von denen der rechte die Niere liefern soll, die ihrerseits mit einer Ektodermeinstülpung verschmilzt. Wie dieser Forscher zu dieser Auffassung gekommen ist, ist mir ganz unerklärlich. Bei Limax maximus ist sicherlich nicht die geringste Spur davon zu bemerken, wie hoffentlich meine Darstellung darzulegen vermocht hat. Ich könnte mir höchstens denken, dass seine Falte des Perikards identisch mit der Anlage des Septums zwischen Vorhof und Kammer ist, aber etwas Sicheres lässt sich aus den kurzen Angaben nicht entnehmen.

Eine doppelte Anlage aus Bestandtheilen beider Blätter nimmt schließlich noch SALENSKY für Vermetus an, indem eine mesodermale Anlage mit einem ektodermalen Ausführgang verschmilzt.

Rein mesodermal ist nach v. ERLANGER die Nierenentwicklung von Bythinia, und er steht hiermit in vollstem Gegensatze zu SARASIN. Betreffs der frühesten Entwicklung verweise ich auf das über diesen Punkt bereits beim Perikard Erwähnte. Die spätere Entwicklung zeigt große Ähnlichkeit mit Limax. Das Nierenbläschen sondert sich in drei Schenkel, die in T-Form angeordnet sind, der eine ist nach oben gerichtet und endet blind, es ist die eigentliche Niere, der rechte Schenkel liegt horizontal und entspricht dem Ureter, der dritte Schenkel führt in das Perikard. Die Differenz beider Formen in der späteren Entwicklung liegt also nur darin, dass bei Limax noch ein umfangreicher, ektodermaler Ausführgang hinzukommt.

Ein dritter Autor über Bythinia, RABL, giebt direkt einen mesodermalen Ursprung der Niere an, freilich ohne genügende Beweise beizubringen.

Von weit größerer Bedeutung sind dagegen für mich die Untersuchungen RABL's an Planorbis. Wie bereits oben erwähnt, ist er der Einzige, der den fraglichen Zellenhaufen mit Sicherheit gesehen hat. Er liegt hier auf der linken Seite des Enddarmes und ist nach ihm mesodermalen Ursprungs, da er eben nie einen Zusammenhang mit dem Ektoderm konstatiren konnte. Ich habe an mir selbst erfahren, wie schwierig es ist, das Stadium der Auswanderung zu erhalten, und ich muss eben seinen negativen Befunden positive gegenüber stellen, die stets maßgebender sein müssen. Der Haufen streckt sich dann nach RABL in die Länge, höhlt sich aus und öffnet sich nach außen. Es erfolgt schließlich die Sonderung in drüsigen Theil und Ausführgang, von denen ersterer mit dem von Konkrementen freien Ende mit dem Perikard in Verbindung tritt.

Dass schließlich SALENSKY für Calyptraea eine gemeinsame Anlage von Herz und Niere angiebt, ist oben bereits erwähnt.

In wie weit die Kritik, die ich hier zu Gunsten meiner Auffassung im Einzelnen übte, richtig ist, das werden allein erneute Untersuchungen darzuthun vermögen, hier muss ich noch auf einen Punkt zurückkommen, der allein mit der Entwicklung der Ausführgänge zusammenhängt, auf die v. IHERING'sche Eintheilung der Pulmonaten in Branchiopneusten und Nephropneusten. Bei den Nephropneusten soll der ursprünglich einheitliche uropneustische Apparat sich in Lungenhöhle und Ureter getheilt haben, während bei den Branchiopneusten die Lunge eine umgewandelte Kieme darstellt. Diese Anschauungen wurden vor Allem auf vergleichend-anatomischer Grundlage erworben, und neuerdings glaubt nun BEHME diese Ansicht, wenigstens von der Ableitung des sekundären Ureters aus einem Theile der Lungenhöhle, durch seine entwicklungsgeschichtlichen Resultate stützen zu können, da der sekundäre Ureter ja durch Verschluss einer Rinne der Wandung der Lungenhöhle zu Stande komme. Ich kann mich dieser Auffassung nicht anschließen. Das Entstehen des sekundären Ureters aus einer Rinne ist mit Sicherheit nachzuweisen, aber die Stelle, wo diese Rinne liegt, hat mit der Lungenhöhle nichts gemein. Beide, Ureter wie Lungenhöhle, legen sich ursprünglich als zwei scharf gesonderte Einstülpungen an und erst allmählich kommt die Mündung des Nierenausführganges in Folge verstärkten Einrollens des Mantelrandes in die Mantelhöhle zu liegen. Wir haben in diesem äußersten Theile, in den, wie wir an anderer Stelle sahen, noch Darm und Urniere münden (letztere übrigens, wie ich gegen BEHME hervorheben will, stets scharf vom Ureter getrennt), nur einen gemeinsamen Ausführgang vor uns, in den mit demselben Rechte wie die eben angeführten Organe auch die Lungenhöhle mündet. Von einer Umwandlung eines Theiles der Lungenhöhle in den Ureter kann also ontogenetisch keine Rede sein, beide Anlagen sind scharf von einander zu scheiden, von einem einheitlichen Ursprung beider, wie v. IHERING in einer neueren Arbeit, gestützt auf BEHME's Resultate, behauptet, ist nichts zu erkennen, zumal BEHME selbst erklärt, die Entwicklung der Lungenhöhle nicht ins Einzelne verfolgt zu haben.

Diese eben dargelegte Ansicht ist übrigens nicht neu, FOL ist für die Pulmonaten bereits zu ganz ähnlichen Resultaten gekommen, er scheidet streng die Lungenhöhle (cavité palléale) von einer nachfolgenden sekundären Einstülpung, der cavité du manteau.

Wenn Plate sogar so weit geht, auch den primären Ureter der Testacellen als abgegliederten Theil der Lungenhöhle anzusehen, freilich nur gestützt auf histologische Thatsachen, so muss dies zum mindesten erst eine Bestätigung durch die Entwicklungsgeschichte erfahren.

Aber die von Ihering'sche Theorie von einer Trennung der Pulmonaten in Nephropneusten und Branchiopneusten ist auch vergleichend-anatomisch nicht haltbar, in so fern sie einen verschiedenen Ursprung der Lungenhöhle von Land- und Wasserpulmonaten annimmt. Plate kommt auf Grund des Vorhandenseins eines Geruchsorgans in der Lungenhöhle beider Gruppen zu dem Ergebnis, dass bei beiden dieselbe als modificirte Kiemenhöhle aufzufassen ist. Freilich hält er an der Ableitung des Ureters aus der Lungenhöhle fest, was ontogenetisch für den primären bei Limax maximus sicher nicht zutreffend ist, und für den sekundären nur mit der Beschränkung, dass eine Mantelhöhle von einer Lungenhöhle abzutrennen ist.

9. Blutgefäßsystem.

Die ersten Andeutungen eines Blutgefäßsystems machen sich schon früh bemerkbar, und zwar wird die Mitte des Fußes dorsalwärts von einem geräumigen Sinus durchzogen, der einerseits in die Podocyste führt, andererseits nach vorn zur Kopfblase und nach oben bis zur Schalendrüse zieht, überall sich in unregelmäßige Lückenräume im Mesenchym auflösend. Wir haben in diesen Lymphräumen unzweifelhaft die ersten Anlagen des Venensystems vor uns.

Etwas schärfer lässt sich die Entwicklung der Arterien verfolgen, da diese schon früher eine, wenn auch sehr feine, festere Begrenzung von Seiten der Mesenchymzellen erhalten. Zuerst treten im ventralen Theile des Fußes jederseits je ein Gefäß auf, welche nach hinten in die Lymphsinusse übergehen, nach vorn dagegen sich über der Fußdrüse, zwischen dieser und dem Pedalganglion, vereinigen, um dann rechterseits zwischen Pedal- und Visceralganglion emporzuziehen und sich nach links hinten zum Herzen zu wenden, wo das Gefäß schließlich in die Herzkammer eintritt. Dieses Gefäß stellt ohne Zweifel die Aorta cephalica dar, welche im Fuße sich bereits in die Arteriae pedales theilt.

Sehr auffallend ist auf jüngeren Stadien, dass diese Aorta cephalica stets in weiter Kommunikation mit dem Lungengefäße steht, eben demjenigen, welches wir oben bei der Entwicklung der Lunge

kennen lernten, indem es durch die Faltenbildung seiner Wandung zur Entstehung des Lungennetzes führte. Das eben erwähnte Verhalten deutet jedenfalls darauf hin, dass wir auf diesen Stadien, trotz der fertigen Ausbildung des Herzens, noch keinen geordneten Kreislauf vor uns haben. Die Podocyste ist noch in voller Thätigkeit, ihre Kontraktionen treiben das Blut in unregelmäßigen Stößen durch die Gefäße, und wenn wir uns hierzu noch das Herz pulsiren denken, so kann von einer geregelten Bewegung innerhalb der Gefäße noch keine Rede sein. GEGENBAUR erwähnt übrigens ebenfalls schon ein gleichzeitiges Pulsiren von Herz und Larvenorganen.

Zuweilen bemerkt man von der Einmündung der Kopfarterie in das Herz ein zweites, bedeutend schwächeres Gefäß sich abzweigen, das sich nach unten in den Darmtractus hineinzieht, und wohl die Aorta visceralis aus sich hervorgehen lässt. Auf ganz jungen Stadien sieht man in der Regel aus der Herzkammer nur ein großes Gefäß nach unten ziehen und sich sehr bald in den Lymphräumen verlieren.

Die in den Vorhof mündende Lungenvene besteht noch sehr lange einfach aus den umgebenden Lymphräumen, ohne irgend welche festere Abgrenzung.

Nur in einzelnen Fällen ist bisher der Entwicklung des Blutgefäßsystems bei Mollusken größere Beachtung geschenkt worden. GANIN giebt an, dass sich das Blutgefäßsystem zum größten Theile unabhängig vom Herzen entwickle, und dass nur kleine Theile der Aorta und Lungenvene vom Herzen aus entständen. FOL erwähnt bei den Wasserpulmonaten, dass die Aorta durch Verlängerung des Ventrikels entstünde. SARASIN giebt bei Helix Waltoni zwei Blutgefäße im Fuße an, die einerseits zur Podocyste, andererseits vom Fußrücken zu Eingeweide und Leber, von da zum Gehirn und schließlich zur Fußsohle ziehen.

Die genaueste Schilderung finden wir bei v. ERLANGER für Paludina. Hier tritt die erste Anlage in Gestalt eines Ursinus in der vorderen Gegend des Fußes unter dem Darme auf. Er pulsirt und bildet den späteren vorderen Ast der Aorta. Derjenige Theil der Aorta, welcher direkt mit dem Herzen in Verbindung tritt, entsteht aus einem zweiten Ursinus um Magen und Leber. Auch die Kiemenvene bildet sich als Lückenraum im Mesenchym. Die Entstehung der venösen Sinusse erfolgt erst auf einer verhältnismäßig späten Entwicklungsstufe, indem das Mesoderm von Magen, Leber und Darm zurücktritt.

Schluss.

Einer Arbeit muss ich hier zum Schlusse gedenken, deren Resultate nahezu mit den meinigen übereinstimmen, wenn sie auch sicherlich zum Theil auf anderer Grundlage beruhen, ich meine die Arbeit P. B. SARASIN's über Bythinia tentaculata. Der richtige Gedanke, der ihn bei der Aufstellung seiner am Schlusse ausgesprochenen Sätze leitete, war die Ableitung der Organe aus dem Ektoderm durch Wucherungen, aber eben diese Annahme verführte ihn auch dazu, eine Trennung von Ektoderm und Mesoderm, von beiden natürlich hier nur streng topographisch gesprochen, überhaupt zu verneinen und so die Klärung der Sachlage zu erschweren. Dies lag daran, dass es ihm nicht gelang, die in großer Zahl vorhandenen Wucherungen aufs schärfste in ihrem gegenseitigen Verhältnisse nach Ort und Zeit zu trennen, wodurch allein die Auffassung der Organogenese eine feste und sichere Basis gewinnen konnte.

Ganz ferne liegt es mir, jetzt, wo ich am Ende meiner Darstellung angekommen bin, etwa lange theoretische Erörterungen an dieselbe anknüpfen zu wollen, dazu fühle ich mich nicht berufen, so lange ich nicht meinen Gesichtskreis durch fernere Untersuchungen, zunächst an anderen Molluskenklassen, erweitert habe. Nur wenige Worte seien mir gestattet. Man wird verschiedentlich vielleicht einen Einfluss KLEINENBERG'scher Theorien auf meine Darstellung bemerkt haben, und ich kann nicht leugnen, dass mich das Studium seiner Lopadorhynchus-Arbeit, als ich am Ende meiner Untersuchung angelangt war, außerordentlich angezogen hat, dass es namentlich der Begriff der Substitution ist, der als wesentlich fördernder Faktor in der Entwicklungsgeschichte auftreten kann. Freilich das Studium der Entwicklungsgeschichte wird, wie KLEINENBERG selbst hervorhebt, sicherlich dadurch zunächst kein leichteres; volle Sicherheit darüber zu gewinnen, ob die beobachtete Anlage auch wirklich die früheste ist, wird in vielen Fällen sehr schwierig, wenn nicht überhaupt unmöglich sein.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

1) Kopfblase und Podocyste zeigen im Allgemeinen das bereits bekannte Verhalten. Die Podocyste übernimmt bei Weitem in erster Linie die pulsatorische Thätigkeit.

2) Die Urniere ist ein rein ektodermales Gebilde. Sie differenzirt sich in einen schlauchartigen Theil und in eine Anzahl von Wimperzellen, welche das innere Ende abschließen. Der Urnierenschlauch zerfällt in einen exkretorischen Abschnitt mit stark vacuolisirten Zellen, die zahlreiche Konkremente enthalten, und in einen Ausführgang, der in seiner inneren Hälfte aus stark abgeplatteten Zellen, in seinem äußeren Schenkel aus regelmäßigem Cylinderepithel besteht. Das ganze Organ fällt gegen Ende der Larvenperiode der Resorption anheim.

3) Die Lungenhöhle entsteht als eine besondere, deutlich ausgeprägte Einstülpung des Ektoderms, der sich dann eine sekundäre Einrollung zur Bildung der eigentlichen Mantelhöhle anschließt. Durch Abplattung des die Lungenhöhle begrenzenden Epithels, durch Hinzutreten von Blutgefäßen und Faltenbildung entsteht die typische Lunge.

4) Die Schalendrüse bildet ein vom Ektoderm sich abschnürendes Bläschen. Die dem Ektoderm zugekehrte Seite desselben flacht sich sehr stark ab, verschmilzt mit dem Ektoderm, und löst sich dann wieder los, um als nach außen dünnwandiges, nach innen von kubischem Epithel ausgekleidetes Bläschen seine Lage inmitten des Mantelfeldes beizubehalten.

5) Die Bildung des Nervensystems entspricht völlig der Schilderung, welche A. P. Henchman von demselben gegeben hat.

6) Die Tentakel entstehen aus den Scheitelplatten.

7) Die von P. und F. Sarasin beschriebenen Hautsinnesorgane finden sich auch bei Limax maximus, wenn schon in etwas veränderter Form. Sie wandern später aus und liefern Theile des Nervensystems.

8) Die Otolithenblase entsteht durch Ektodermwucherung.

9) Das Auge entsteht aus einer Ektodermeinstülpung. Die Linse bildet sich durch Ausscheidungen von Seiten der Bläschenwandung. Das Pigment tritt relativ spät auf. Ursprünglich am Fuße des Tentakels gelegen, wandert es allmählich an dessen Spitze hinauf.

10) Die erste Anlage des Darmkanals stellt der Entodermsack vor. An diesen Theil gliedern sich einmal der ektodermale Vorder-

darm an, aus dem Radulatasche, Speicheldrüsen und Theile des Ösophagus hervorgehen, und dann der ebenfalls ektodermale Mittel- und Enddarm, der sich aber für einige Zeit vom Ektoderm loslöst. Aus dem entodermalen Theile gehen Magen und Leber hervor. Letztere bildet sich nur zum geringeren Theile aus dem eigentlichen Eiweißsacke, zum größeren vielmehr aus zwei Ausstülpungen des Magensackes.

11) Der ganze Eingeweideknäuel liegt ursprünglich in dem Mantel über dem Fuß, die Verschiebung in denselben erfolgt successiv, ein Leberlappen voran.

12) Herz und Niere gehen aus einer gemeinsamen Anlage hervor, die rein ektodermaler Natur ist.

13) Das Herz entsteht aus dieser Anlage als ein sich aushöhlendes Rohr, in welchem durch eine Verdickung in der Mitte die Scheidung in Vorhof und Kammer erfolgt.

14) Das Perikard bildet sich erst sekundär durch Loslösung der äußeren Zellenschicht vom ursprünglichen Herzschlauche.

15) Die Niere entsteht aus zwei Anlagen, einmal aus der mit dem Herzen gemeinsamen ektodermalen Wucherungszone und dann einer ebenfalls ektodermalen Einstülpung. Beide verschmelzen mit einander, ein Theil sondert sich als eigentliche Niere ab, ein zweiter Ast bildet den Perikardial-Nierengang, ein dritter geht in den Ausführgang über. Der durch die ursprüngliche Einstülpung entstandene Theil desselben wird zum primären Harnleiter, er legt sich dicht der Wandung der Niere an. Durch Verschluss einer Rinne innerhalb der Mantelhöhle entsteht der sekundäre Harnleiter. Durch Faltenbildung innerhalb des Nierensackes erhält schließlich die Niere ihr typisches Aussehen.

16) Die Blutgefäße entstehen direkt aus Lymphräumen des Körpers. Am ehesten und schärfsten ausgeprägt sind die Aorta cephalica und die Arteriae pedales.

Marburg i. H., Mitte November 1897.

Litteraturverzeichnis.

(Fortsetzung.)

66. E. André, Recherches sur la glande pédieuse des Pulmonés. Revue suisse de Zoologie. Tome II. 1894. (Referat in: Zoologisches Centralbl. II. Jahrgang. Nr. 19. 1895.)

67. TH. BEHME, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Harnleiters der Lungenschnecken. Archiv für Naturgeschichte. 55. Jahrg. 1889.
68. J. BLOCH, Die embryonale Entwicklung der Radula von Paludina vivipara. Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaften. Bd. XXX. 1896.
69. L. BOUTAN, Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurella. Archives de Zoologie expérimentale et générale. 2. sér. T. III. Suppl.
70. M. BRAUN, Über den Harnleiter bei Helix. Nachrichtsblatt der deutschen malako-zoolog. Gesellschaft. 20. Jahrgang. 1888.
71. Derselbe, Über die Entwicklung des Harnleiters bei Helix pomatia. Ebenda. 20. Jahrg. 1888.
72. J. BROCK, Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten, nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderen Organsysteme. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
73. W. K. BROOKS, The development of the digestive tract in Molluscs. Proceedings of the Boston Society of natural History. Vol. XX. 1878/1880.
74. O. BÜTSCHLI, Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden, spec. der Asymmetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XII. 1887.
75. WM. B. CARPENTER, On the development of Purpura. Annals and Magazine of natural history. 2. ser. Vol. XX. 1857.
76. Derselbe, Remarks on KOREN's and DANIELSSEN's Researches on the development of Purpura lapillus. Ebenda. 2. ser. Vol. XX. 1857.
77. E. CLAPARÈDE, On the development of Neritina fluviatilis. Ebenda. 2. ser. Vol. XX. 1857.
78. Derselbe, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Neritina fluviatilis. MÜLLER's Archiv für Anatomie und Physiologie. 1857.
79. E. G. CONKLIN, The embryology of Crepidula. Journal of Morphology. Vol. XIII. 1897.
80. R. v. ERLANGER, On the paired Nephridia of Prosobranchs, the Homologies of the only remaining Nephridium of most Prosobranchs and the Relations of the Nephridia to the Gonad and Genital Duct. Quart. Journal of microsc. science. Vol. XXXIII. Part IV. 1892.
81. Derselbe, Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung einiger marinen Prosobranchier. II. Über einige abnorme Erscheinungen in der Entwicklung der Cassidaria echinophora. Zool. Anz. XVI. Jahrg. 1893.
82. Derselbe, Bemerkungen zur Embryologie der Gastropoden. Biologisches Centralblatt. Bd. XIII. 1893.
83. Derselbe, Bemerkungen zur Embryologie der Gastropoden. II. Ebenda. Bd. XIV. 1894.
84. Derselbe, Études sur le développement des Gastéropodes pulmonés. I. Étude du rein larvaire des Basommatophores. Extrait des Archives de Biologie. T. XIV. 1895.
85. Derselbe, Über die Urnieren der Süßwasserpulmonaten. Verhandl. der Gesellschaft deutscher Naturforscher u. Ärzte. 66. Vers. zu Wien. II. Theil. 1. Hälfte. 1895.

86. M. H. Fischer, Sur le développement du foie chez la Paludine. Compt. rend. des séances et Mém. de la Société de Biologie. 9. sér. Bd. III. 1891.

87. M. Ganin, Bau und Entwicklung der Kreislauforgane bei den Prosobranchia. Referat in dieser Zeitschr. Bd. XXII. 1872.

88. C. Gegenbaur, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1855.

89. B. Haller, Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. Morpholog. Jahrbuch. Bd. IX. 1884.

90. R. Heymons, Bemerkungen zu den von v. Erlanger veröffentlichten »Études sur le développement des Gastéropodes pulmonés.« Zool. Anz. XVIII. Jahrg. 1895.

91. C. Hilger, Beiträge zur Kenntnis des Gasteropodenauges. Morpholog. Jahrbuch. Bd. X. 1885.

92. H. v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.

93. Derselbe, Über die systematische Stellung von Peronia und die Ordnung der Nephropneusta. Erlangen 1877.

94. Derselbe, Über den uropneustischen Apparat der Heliceen. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.

95. Derselbe, Morphologie und Systematik des Genitalapparates von Helix. Diese Zeitschr. Bd. LIV. 1892.

96. M. S. Jourdain, Sur les organes segmentaires et le podocyste des embryons des Limaciens. Comptes rendus des séances de l'académie des sciences. Tome XCVIII. Jan.-Juin 1884.

97. Derselbe, Sur le développement du tube digestif des Limaciens. Ebenda. Tome XCVIII. 1884.

98. Derselbe, Sur le système nerveux des embryons des Limaciens et sur les relations de l'otocyste avec ce système. Ebenda. Tome C. 1885.

99. J. Joyeux-Laffuie, Organisation et développement de l'Oncidie. Archives de Zoologie expér. et générale. Bd. X. 1882.

100. W. Keferstein und E. Ehlers, Beobachtungen über die Entwicklung von Aeolis peregrina. Zoologische Beiträge. Leipzig 1861.

101. N. Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.

102. J. Koren und D. C. Danielssen, Researches on the development of the Pectinibranchiata. Annals and Magazine of natural history. 2. ser. Vol. XIX. 1857.

103. A. Krohn, Beobachtungen aus der Entwicklungsgeschichte der Pteropoden und Heteropoden. Müller's Archiv für Anatomie u. Physiologie. Jahrgang 1857.

104. Derselbe, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1860.

105. H. de Lacaze-Duthiers, Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Annales des sciences naturelles. Zoologie. 4. sér. Tome VI et VII. 1856. 1857.

106. Derselbe, Mémoire sur l'anatomie et l'embryogénie des Vermets. Ebenda. 4. sér. Tome XIII. 1860.

107. Derselbe et G. Pruvot, Sur un oeil anal larvaire des Gastéropodes opisthobranches. Comptes rendus des séances de l'académie des sciences. Tome CV. 1887.

108. A. Lang. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. VII. Mollusca. Jena 1894.
109. Fr. Leydig. Über Paludina vivipara. Diese Zeitschr. Bd. II. 1850.
110. G. Mazzarelli, Intorno al preteso occhio anale delle larve degli Opisthobranchi. Atti della Reale Accademia dei Lincei. Rendiconti. Classe d. Sc. fis., mat. e nat. 5. ser. Vol. I. sem. 2. 1892.
111. Derselbe. Intorno al rene secondario delle larve degli Opisthobranchi. Boll. Soc. Natural. Napoli. Vol. IX. 1896.
112. J. P. McMurrich. Existence of a postoral band of cilia in Gasteropod Veligers. Annals and Magazine of natural history. 5. ser. Vol. XVI. 1885.
113. Joh. Meisenheimer. Entwicklungsgeschichte von Limax maximus. I. Theil. Furchung und Keimblätterbildung. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.
114. P. de Meuron. Sur les organes rénaux des embryons d'Helix. Comptes rendus des séances de l'académie des sciences. Tome XCVIII. 1884.
115. J. P. Moore. On the structure of the discodrilid Nephridium. Journal of Morphology. Vol. XIII. 1897.
116. Al. de Nordmann. Essai d'une Monographie du Tergipes Edwardsii. Annales des sciences naturelles. Zoologie. 3. sér. T. V. 1846.
117. L. Plate. Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. I. Anatomie der Gattungen Daudebardia und Testacella. Zoologische Jahrbücher. Abtheilung für Anatomie und Ontogenie der Thiere. Bd. IV. 1891.
118. G. Pruvot. Sur l'embryogénie d'une Proneomenia. Comptes rendus des séances de l'académie des sciences. Bd. CXIV. 1892.
119. C. Rabl. Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. IX. 1875.
120. E. Ray Lankester. On the originally bilateral character of the renal organ of Prosobranchia etc. Annals and Magazine of natural history. 5. ser. Vol. VII. 1881.
121. F. Rho. Studii sullo sviluppo della Chromodoris elegans. Atti della Reale Accademia delle scienze fis. e mat. di Napoli. ser. 2. Vol. I. 1888.
122. R. Rössler. Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.
123. Aug. Rücker. Über die Bildung der Radula bei Helix pomatia. 22. Ber. der oberhess. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde. 1883.
124. J. A. Ryder. Notes on the development of Ampullaria depressa. The American Naturalist. Vol. XXIII. 1889.
125. P. und F. Sarasin. Aus der Entwicklungsgeschichte der ceylonensischen Helix Waltoni. Zoolog. Anzeiger Nr. 265. 1887.
126. Dieselben. Aus der Entwicklungsgeschichte der Helix Waltoni. Ergebnisse naturwiss. Forschungen auf Ceylon. Bd. I. 2. Heft. 1888.
127. M. Sars. Zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken und Zoophyten. Archiv für Naturgeschichte. 3. Jahrg. Bd. I. 1837.
128. Derselbe, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken und Zoophyten. Ebenda. 6. Jahrg. Bd. I. 1840.
129. Derselbe, Zusatz zu der von mir gegebenen Darstellung der Entwicklung der Nudibranchien. Ebenda. 11. Jahrg. Bd. I. 1845.
130. M. Schalfeew, Sur le développement du coeur des Mollusques Pulmonés d'après les observations de M. Schalfeew. Par Wl. Schimkewitsch. Zoolog. Anz. 11. Jahrg. 1888.

131. L. K. Schmarda, Zur Naturgeschichte der Adria. III. Über Vermetus gigas. Denkschriften der kaiserl. Akademie der Wissenschaften. Bd. IV. Wien 1852.
132. F. Schmidt, Die Entwicklung des Fußes der Succineen. Sitzungsberichte der Naturforscher-Gesellschaft zu Dorpat. Bd. VIII. 1889.
133. Derselbe, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Pulmonaten. I. Entwicklung des Nervensystems. Inaug.-Dissert. Dorpat 1891.
134. Osc. Schmidt, Über die Entwicklung von Limax agrestis. Müller's Arch. für Anat. und Physiol. Jahrg. 1851.
135. A. Schneider, Über die Entwicklung der Phyllirhoe bucephalum. Ebenda. Jahrg. 1858.
136. E. Selenka, Entwicklung von Tergipes claviger. Niederländisches Archiv für Zoologie. Bd. I. 1871.
137. Derselbe, Die Anlage der Keimblätter bei Purpura lapillus. Ebenda. Bd. I. 1871.
138. C. Semper, Entwicklungsgeschichte der Ampullaria polita, nebst Mittheilungen über die Entwicklungsgeschichte einiger anderen Gasteropoden aus den Tropen. Natuurk. Verhand. uitgegeven door het prov. Utrechtsch Genootschap van Kunsten en Wetenschappen. Deel I. Utrecht 1862.
139. H. Simroth, Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. Diese Zeitschr. Bd. XLII. 1885.
140. J. W. Spengel, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XXXV. 1881.
141. H. Stauffacher, Die Urniere bei Cyclas cornea. Diese Zeitschr Bd. LXIII. 1897.
142. P. Stepanof, Über Geschlechtsorgane und Entwicklung von Ancylus fluviatilis. Mémoires de l'Acad. impér. des sciences de St. Pétersbourg. 7. sér. Tome X. 1866.
143. S. Trinchese, I primi momenti dell' evoluzione nei Molluschi. Atti della Reale Accademia dei Lincei. Ser. III. Vol. VII. Roma 1880.
144. Derselbe, Per la fauna marittima italiana. Aeolididae e famiglie affini. Ebenda. Ser. III. Vol. XI. Roma 1881.
145. Derselbe, Ricerche anatomiche ed embriolog. sulla Flabellina affinis. Memorie della Reale Accad. delle Scienze dell' Istituto di Bologna. Bd. VIII. Ser. IV. 1887.
146. P. J. van Beneden und A. Ch. Windischmann, Recherches sur l'embryogénie des Limaces. Müller's Archiv für Anatomie und Physiologie. Jahrg. 1841.
147. M. C. Vogt, Recherches sur l'embryogénie des Mollusques Gastéropodes. Annales des Sciences naturelles. Zoologie. 3. sér. Tome VI. 1846.
148. Derselbe, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Cephalophoren. (Mit Nachschrift von C. Gegenbaur.) Diese Zeitschr. Bd. VII. 1856.
149. Ant. Wierzejski, Über die Entwicklung des Mesoderms bei Physa fontinalis. Biologisches Centralblatt. Bd. XVII. 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren sind mit dem Zeichenprisma entworfen. Die Vergrößerung ist hinter jeder Figur in Zeiss'schen Linsensystemen angegeben.

Erklärung der allgemein durchlaufenden Bezeichnungen:

äuss.e, äußeres Epithel der Cornea;
äuss.sd, äußeres Epithel der Schalendrüse;
äuss.un, äußere Urnierenöffnung;
aug, Augenblase;
aug.g, Augengrube;
bg, Bindegewebszellen;
c, Kommunikationsstelle zwischen primärem Ureter und Niere;
ct, Cerebraltuben;
cz, centrale Zelle der Hautsinnesorgane;
d, Darm;
d.e, Darmeinstülpung;
ect, Ektoderm;
ed, Enddarm;
eis, Eiweißsack;
eiz, Eiweißzellen;
ent, Entoderm;
ep, Körperepithel;
ex, Exkretzellen;
f, Fuß;
g.bucc, Ganglion buccale;
g.opt, Ganglion opticum;
g.ped, Ganglion pedale;
h, Herzschlauch;
h.ez, Herzendothelzellen;
h.mz, Herzmuskelzellen;
hl, Herzlumen;
hn, Herznierenanlage;
h.pk, hinterer Spaltraum des sich bildenden Perikards;
ic, inneres Epithel der Cornea;
i.sd, inneres Epithel der Schalendrüse;
k, Herzkammer;
kb, Kopfblase;
l, Linse;
lf, Lungenfalte;
lg, Lymph- oder Blutgefäß;
lh, Lungenhöhle;
lh.e, Lungenhöhleneinstülpung;
m, Mund;
ma, Magen;
mb, Membran der Wimperzellen der Urniere;
mes, Mesodermzellen;
mh, Mantelhöhle;
mm, Mundmasse;
mt, Mantel;
mz, Magenzellen;
n, Niere;
n.a, Nierenausführgang;
n.e, Einstülpung des Nierenausführganges;
od, Odontoblasten;
oe, Ösophagus;
otb, Otolithenblase;
pc, Podocyste;
pf, Pleuralfalte;
pi, Pigment des Auges;
pk, Perikard;
png, Perikardialnierengang;
prh, primärer Harnleiter;
r, Radula;
ret, Retina;
rl, rechter Leberlappen;
rt, Radulatasche;
sd, Schalendrüse;
seh, sekundärer Harnleiter;
sept, Scheidewand zwischen Vorhof und Kammer;
sg, Sinnesgrube;
slf, Sublingualfalte;
soe, Subösophagealfalte;
sp, Scheitelplatte:
spei, Speicheldrüse;
st, Sinnesstäbchen;
stom, Stomodäum;
stz, Stäbchenzellen;
sz, Sinneszellen;
un, Urniere;
vh, Vorhof;
v.pk, vorderer Spaltraum des sich bildenden Perikards;
w, Wimperwulst;

wf, Wimperflamme;
wz, Wimperzellen;
wzn, Wucherungszone der Herz-Nierenanlage;
z, Zunge;
zk, Zungenknorpel;
zsch, Zungenscheide.

Tafel XXXII.

Fig. 1. Totalansicht einer jungen Larve, etwa vom 8. Tage, mit extrem entwickelter Kopfblase. Theils nach dem Leben, theils nach Präparaten verfertigt. I. A.

Fig. 2. Dasselbe Stadium, schräg von hinten und unten gesehen. II. B.

Fig. 3. Älteres Stadium, die Ausbildung der Podocyste und Urniere zeigend. IV. a_3.

Fig. 4. Noch etwas älteres Stadium, von unten gesehen, um den Verlauf der Urniere zu zeigen. I. A.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch einen Embryo vom Stadium der Fig. 3 etwa. Übersichtsbild des Darmtractus. II. A.

Fig. 6. Hälfte des Frontalschnittes einer ganz jungen Larve, die erste Anlage der Urniere zeigend. II. E.

Fig. 7—9. Allmähliche Vertiefung der Urniereneinstülpung zu einem Schlauche. II. E.

Fig. 10—15. Inneres Ende des Urnierenrohres im Längsschnitte getroffen. Beginn der Auflösung des inneren Endes (Fig. 10, 11), und Lostrennung der Wimperzellen. II. E.

Fig. 16—18. Ausbildung der typischen Wimperflammen und der definitiven Lagerung der Wimperzellen. II. E.

Fig. 19—21. Die Urniere auf dem Höhepunkte ihrer sekretorischen Thätigkeit. II. E.

Fig. 22. Querschnitt durch den äußeren, aufsteigenden Schenkel, auf dem Stadium der letzten Figuren. II. E.

Fig. 23. Querschnitt durch den horizontal verlaufenden, mittleren Schenkel von gleichem Stadium. II. E.

Tafel XXXIII.

Fig. 24, 25. Die Urniere nochmals in ihrer höchsten Ausbildung. II. E.

Fig. 26, 27. Etwas älteres Stadium. Die ersten Andeutungen der Rückbildung machen sich bemerkbar. II. E.

Fig. 28. Querschnitt des in Zerfall begriffenen Urnierenrohres. I. E.

Fig. 29. Querschnitt des innersten Endes des Urnierenrohres zur Zeit seiner energischsten Thätigkeit. IV. E.

Fig. 30. Querschnitt des äußeren, aufsteigenden Schenkels auf späteren Stadien. II. E.

Fig. 31. Querschnitt des mittleren, horizontalen Schenkels von demselben Stadium. II. E.

Fig. 32. Ende des Ausführganges im Zerfalle begriffen. III. E.

Fig. 33. Frontalschnitt. Ausbildung der Lungenhöhle. I. D.

Fig. 34. Sagittalschnitt. Ausbildung der Lungenfalten. I. E.

Fig. 35. Frontalschnitt. Ausbildung der Lungenhöhle. I. D.

Fig. 36—39. Successive Abschnürung der Schalendrüse. Sagittalschnitte. II. D.

Fig. 40. Schalendrüse im Querschnitt. II. D.

Fig. 41, 42. Beginn einer Differenzirung zwischen innerem und äußerem Epithel der Schalendrüse. II. D.

Fig. 43. Äußeres Epithel der Schalendrüse stark abgeflacht. Sagittalschnitt. II. D.

Fig. 44. Sagittalschnitt. Dargestellt ist die dem Ektoderm anliegende Seite der Schalendrüse. Verschmelzung beider Schichten. II. E.

Fig. 45. Typisches Verhalten der Schalendrüse auf späteren Stadien. Die Loslösung vom Ektoderm ist wieder erfolgt. II. D.

Fig. 46. Hautsinnesorgan im Sagittalschnitte (aus dem Fuße). Comp. oc. VI, homog. Imm. apochr. 2,0.

Fig. 47. Dasselbe im Querschnitte (aus den Cerebraltuben). Comp. oc. VI, homog. Imm. apochr. 2,0.

Fig. 48—50. Auf einander folgende Stadien der Auswanderung dieser Hautsinnesorgane (aus dem Fuße). II, homog. Imm. apochr. 2,0.

Fig. 51—53. Successive Abschnürung und Ausbildung der Otolithenblase. IV. E.

Fig. 54—56. Einstülpung und Vertiefung der Augengrube. II. D.

Fig. 57. Abgeschnürte Augenblase mit Linse und Ganglion opticum. II. D.

Fig. 58. Augenblase mit den ersten Ausscheidungen der Linse. II. E.

Fig. 59. Späteres Stadium der Augenblase. Entwicklung und Differenzirung der einzelnen Theile. II. E.

Fig. 60. Querschnitt der vorderen Mundhöhle, den Wimperwulst auf jüngeren Stadien zeigend. II. D.

Fig. 61. Frontalschnitt der Mundhöhle. Einstülpung der Speicheldrüsen, (die eine Ausstülpung von einem anderen Schnitte ergänzt und kombinirt). I. C.

Fig. 62. Querschnitt der Mundmasse, seitlich die Speicheldrüsen zeigend. I. C.

Tafel XXXIV.

Fig. 63. Sagittalschnitt durch das Stomodäum, die erste Anlage der Radulatasche erkennen lassend. II. E.

Fig. 64. Dessgleichen, etwas älteres Stadium. II. D.

Fig. 65. Sagittalschnitt durch den Vorderdarm. II. C.

Fig. 66. Dessgleichen, älteres Stadium. Beginn einer Differenzirung der Radulatasche. I. C.

Fig. 67. Sagittalschnitt durch die Radulatasche auf jüngerem Stadium. Erste Anlage der Radula und der Odontoblasten. II, homog. Imm. apochr. 2,0.

Fig. 68. Sagittalschnitt durch die Radulatasche. Beginn der Faltungen. I. C.

Fig. 69. Dessgleichen, weitere Ausbildung der Falten. I. C.

Fig. 70. Dessgleichen, älteres Stadium, fertige Ausbildung der Falten. I. C.

Fig. 71. Frontalschnitt der Radulatasche vom Stadium der Fig. 69. Kombinirt aus zwei auf einander folgenden Schnitten. I. C.

Fig. 72. Frontalschnitt der Radulatasche vom Stadium der Fig. 70. I. C.

Fig. 73. Frontalschnitt eines ganz jungen Stadiums, die erste Anlage der Darmeinstülpung zeigend. II. E.

Fig. 74. Dessgleichen, Darmeinstülpung etwas tiefer. II. E.

Fig. 75. Sagittalschnitt eines jungen Embryos. Darmeinstülpung noch tiefer. II. E.

Fig. 76. Sagittalschnitt eines anschließenden, älteren Stadiums. II. D.

Fig. 77. Weitere Ausbildung derselben Verhältnisse. Darmeinstülpung tief nach innen vordringend (die einige Schnitte entfernte Öffnung der Schalendrüse hinzu kombinirt). II. D.

Fig. 78. Querschnitt der Darmeinstülpung, das enge Lumen zeigend. II. E.

Fig. 79. Sagittalschnitt. Erste Andeutung der Abschnürung der Darmeinstülpung. II. D.

Fig. 80. Frontalschnitt. Ablösung der Darmeinstülpung vom Ektoderm und Verschmelzung mit dem Entoderm. I. D.

Fig. 81. Sagittalschnitt. Vollzogene Abtrennung vom Ektoderm und Verbindung mit dem Entoderm. II. D.

Tafel XXXV.

Fig. 82—90. Successive Entstehung der Herz-Nierenanlage durch Wucherung aus dem Ektoderm (die gezeichnete Stelle entspricht stets dem dunkel gehaltenen Stück von Textfig. 14). II, homog. Imm. apochr. 2,0.

Fig. 91. Sagittalschnitt. Die Herz-Nierenanlage bildet einen scharf abgeschlossenen Haufen. I. E.

Fig. 92. Sagittalschnitt. Die Herz-Nierenanlage beginnt sich zu vergrößern. I. E.

Fig. 93. Sagittalschnitt. Erster Beginn einer Differenzirung der Herz-Nierenanlage. Auftreten der Lungenhöhle. I. E.

Fig. 94. Sagittalschnitt. Weitere Ausbildung dieser Differenzirung. Verschiebung eines Theiles der Anlage nach innen. Auftreten des Nierenausführganges und weitere Ausbildung der Lungenhöhle. I. E.

Fig. 95. Sagittalschnitt. Etwas älteres Stadium. Abtrennung des Nierenkanals von der Herzanlage (der einige Schnitte entfernte innerste Zipfel der Lungenhöhle hinzu kombinirt). I. E.

Fig. 96. Sagittalschnitt. Nierenbläschen und Herzanlage scharf geschieden. Nierenausführgang und Lungenhöhle tiefer eingesenkt. I. E.

Tafel XXXVI.

Fig. 97—105. Herzentwicklung. Der Herzschlauch stets im Längsschnitt getroffen.

Fig. 97. Frontalschnitt. Auswachsen der Herzanlage zu einem Strang zwischen Lungenhöhle und Schalendrüse. I. E.

Fig. 98. Frontalschnitt. Dasselbe Stadium, etwas weiter vorgeschritten. I. E.

Fig. 99. Querschnitt. Weitere Ausbildung des Herzstranges. Scheidung zwischen Vorhof und Kammer. I. E.

Fig. 100. Frontalschnitt. Herzschlauch deutlich ausgebildet. Erstes Auftreten des Perikards. I. E.

Fig. 101. Frontalschnitt. Dessgleichen, etwas älteres Stadium. II. D.

Fig. 102. Frontalschnitt. Noch schärfere Ausbildung der Scheidewand zwischen Vorhof und Kammer. Perikard völlig ausgebildet. II. D.

Fig. 103. Querschnitt. Älteres Stadium. Differenzirung in Endothel- und Muskelzellen. I. D.

Fig. 104. Frontalschnitt. Herz in Systole, sonst Stadium von Fig. 103. II. D.

Fig. 105. Querschnitt. Völlige Ausbildung des Herzschlauches und Perikards. II. C.

Fig. 106—110, Taf. XXXVII, Fig. 111, 112. Perikardbildung. Herzschlauch im Querschnitte getroffen.

Fig. 106. Sagittalschnitt. Herzschlauch noch ohne jede Andeutung des Perikards. I. E.

Fig. 107. Sagittalschnitt. Erstes Auftreten der Spalträume zur Bildung des Perikards. I. E.

Fig. 108. Sagittalschnitt. Vergrößerung dieser Spalträume. I. E.

Fig. 109. Sagittalschnitt. Dessgleichen, älteres Stadium (der zwei Schnitte entfernte, hintere Spaltraum hinzu kombinirt, da der Schnitt etwas schräg verlief). I. E.

Fig. 110. Sagittalschnitt. Dessgleichen, noch älteres Stadium. Beide Perikardialanlagen beginnen zu verschmelzen. I. E.

Tafel XXXVII.

Fig. 111. Die Perikardanlage bildet nunmehr einen einheitlichen Raum. I. E.

Fig. 112. Dessgleichen. Schnitt näher dem Septum, aber noch auf der Seite der Kammer. I. E.

Fig. 113—125. Nierenentwicklung.

Fig. 113. Querschnitt. Vertiefung des Ausführganges, dem das Nierenbläschen dicht anliegt. I. E.

Fig. 114. Sagittalschnitt. Erste Anlage des Perikardial-Nierenganges. I. E.

Fig. 115. Frontalschnitt. Differenzirung der Niere in drei Schenkel. Primärer Harnleiter tief eingesenkt. II. D.

Fig. 116. Frontalschnitt. Weitere Ausbildung des vorigen Stadiums. II. D.

Fig. 117. Querschnitt. Einmündung des primären Ureters in die eigentliche Niere. II. D.

Fig. 118. Frontalschnitt. Vereinigung sämmtlicher Theile des Herz-Nierenkomplexes. II. D.

Fig. 119. Querschnitt. Einmündung des Perikardial-Nierenganges in das Perikard. I. D.

Fig. 120. Frontalschnitt. Verbindung von Niere und primärem Ureter. Verschiebung des letzteren über die erstere. I. D.

Fig. 121. Querschnitt. Älteres Stadium. Perikardialnierengang getroffen. Erstes Auftreten der Nierenfalten. I. D.

Fig. 122. Frontalschnitt. Einmündung des primären Ureters in die Niere. Verstärkung der Nierenfalten. I. D.

Fig. 123. Querschnitt. Primärer Ureter über die Niere hinweggeschoben. Falten der Niere tief ausgeprägt. II. C.

Fig. 124. Querschnitt. Ausgebildetes Stadium. (Beschreibung siehe im Texte p. 645.) I. C.

Fig. 125. Frontalschnitt. Ebenfalls ausgebildetes Stadium. (Beschreibung im Texte p. 644.) I. C.

Erklärung der Serienzeichnungen.

Tafel XXXVIII—XL.

Serie I. Sagittalschnitte, ein junges Stadium der Nierenentwicklung vor der Verschmelzung beider Bestandtheile vorstellend. Zugleich ist die erste Perikardanlage auf dieser Serie dargestellt. (Nähere Erklärung siehe im Texte p. 632 und 641.) III. B.

Serie II. Sagittalschnitte, ein etwas älteres Stadium darstellend, sowohl der Nieren- wie Perikardentwicklung. (Nähere Erklärung siehe im Texte p. 633 und 641.) III. B.

Serie III. Frontalschnitte. Beide Bestandtheile der Niere sind verschmolzen. Perikardialnierengang völlig ausgebildet. Der primäre Ureter schiebt sich über die Niere. (Nähere Erklärung im Texte p. 643.) III. B.

Serie IV. Sagittalschnitte, die Perikardanlage in einem mittleren Stadium der Entwicklung darstellend, anschließend an Serie II. (Nähere Erklärung im Texte p. 635.) I. C.

Die Keimblätter der Spongien und die Metamorphose von Oscarella (Halisarca).

Von

Dr. Otto Maas
(München).

Mit Tafel XLI.

»La difficulté de l'embryogénie des Éponges n'est pas d'observer les différents stades, mais bien de reconnaître la succession normale dans le nombre considérable de formes anormales que l'on rencontre.«
Ch. Barrois. 1876.

Im Gegensatz zu den früheren Angaben über Spongienentwicklung, die für jede Art und bei jedem Autor abweichend lauteten, lässt sich in den neueren Arbeiten eine stets größer werdende Übereinstimmung feststellen, und ein gemeinsames Bild aus den in verschiedenen Gruppen gewonnenen Ergebnissen herausschälen.

Im typischen Fall besteht die Larve der Spongien aus zwei deutlich getrennten Lagern, aus Geißelzellen am vorderen Pol, die aus den Mikromeren der Furchung hervorgehen, und aus größeren Körnerzellen am hinteren Pol, resp. im Inneren der Larve, die den Makromeren entsprechen. Bei der Metamorphose liefern, umgekehrt, wie man erwarten sollte, die letzteren die äußere Haut und das Spiculalager, die ersteren die Auskleidung der kammerartigen Hohlräume.

Dieses Verhalten, in seinen Grundzügen von F. E. Schulze (78) und Metschnikoff (74) bei Sycandra beschrieben, stand so lange isolirt da, bis durch Delage's (92) und meine Untersuchungen (92*a* und 93), zunächst für Esperella, dann für eine Reihe von Kiesel- und Hornschwämmen eine ganz entsprechende Metamorphose festgestellt, und auch das weitere Schicksal der Zellen verfolgt werden konnte. Allerdings besteht hier die den Körnerzellen entsprechende

Schicht schon aus einer Anzahl recht verschiedener Elemente, Nadelbildnern, Plattenzellen, kontraktilen und amöboïden Zellen etc. Es lässt sich jedoch nachweisen, dass sich alle diese aus einer einheitlichen Keimschicht, den Makromeren, heraus differenziren.

Den neueren Untersuchungen von E. A. Minchin (95) gebührt das Verdienst, dieser Anschauung von der Metamorphose auch bei den Kalkschwämmen eine breitere Basis zu geben, indem von ihm ein ähnliches Schicksal der Larvenschichten bei den Asconen nachgewiesen, und die Fortentwicklung noch lange nach der Metamorphose beobachtet wurde. Vor Allem aber konnte Minchin zeigen, dass auch scheinbar andersartige Larven, die sog. Parenchymellae, bei denen die Zweischichtigkeit nach dem Stadium einer hohlen Blase durch Einwanderung körnig werdender Zellen zu Stande kommt, sich in ihrer Weiterentwicklung ganz entsprechend verhalten. Auch hier werden die Körnerzellen, obschon sie im Inneren, völlig umschlossen von den Geißelzellen, liegen, zum Haut- und Spiculalager, und die Geißelzellen zur Auskleidung der gastralen Hohlräume.

Es liegen danach nur mehr zwei Formen, jedoch aus anderen Spongiengruppen, vor, deren Einreihung in dem oben besprochenen Entwicklungstypus einige Schwierigkeit bietet, Plakina und Oscarella (Halisarca). Von Plakina lassen sich die einzelnen, durch größere Intervalle getrennten Stadien vor und nach der Metamorphose, die F. E. Schulze zeichnet (80, Figg. 22 und 27), wie ich gezeigt zu haben glaube (93, p. 423), recht gut auch in unserem Sinne auslegen. Die zusammenhängende Darstellung der Metamorphose von Oscarella dagegen, die Heider gegeben hat (86), ist von ihm selbst und von nachfolgenden Autoren in recht verschiedener Weise verwerthet worden.

Hier sollen aus einer hohlen Blastosphäralarve durch Einstülpung der Zellen des hinteren (vegetativen) Pols (ausnahmsweise auch des vorderen!) zwei Schichten, Ektoderm und Entoderm, entstehen. Die innere, etwas körniger und großzelliger, soll die Kammern, resp. das ausführende Kanalsystem, die äußere Geißelzellenschicht die Oberhaut des Schwammes bilden.

Es wäre nun möglich, sich mit diesen abweichenden Befunden unter völliger Anerkennung der Beobachtungen, lediglich durch Theoretisiren, abzufinden, wie es z. B. Delage in einer sehr interessanten Erörterung gethan hat. Laut ihm (92, p. 404) stellt die Larve von Oscarella trotz der leichten Differenz der Pole nur ein noch indifferentes Zelllager dar, und erst durch die Einstülpung selbst werde

der betroffene Larventheil, sei es nun zufällig der vordere oder der hintere Pol, zum Gastral-, der außenbleibende zum Dermallager[1].

In meiner ausführlichen Revision der Spongienentwicklung habe ich im Gegensatz dazu die Ansicht ausgesprochen (93, p. 422), dass die Oscarella-Larve wohl keine Blastosphära sei, sondern ähnliche Unterschiede der Zellen, resp. Regionen, wenn auch in schwächerer Ausprägung, wie die anderen Schwammlarven aufweise, ferner, dass sich normalerweise der vordere Pol einstülpe. Auch Minchin hat sich, namentlich in Berücksichtigung der Angaben früherer Autoren, Barrois (76) und Sollas (82), dieser Ansicht angeschlossen (94, p. 229).

Bei einem kurzen Aufenthalt am adriatischen Meer in der zoologischen Station zu Rovigno bekam ich mehrfach Oscarella-Krusten, die auch im September Larven aussandten. Eine Anzahl der letzteren konnte ich lebend beobachten und konserviren, andere bis zum Festsetzen und darüber hinaus verfolgen. In quantitativer Hinsicht ist mein Material recht gering und erstreckt sich nur auf wenige Stadien, die aber gerade die Heider'sche Darstellung in einigen Lücken ergänzen, resp. modificiren. Ich glaube desshalb diese wenigen Beobachtungen bringen zu dürfen, weil sie einerseits meine Vermuthungen über die Larven bestätigen, andererseits die späteren Stadien bei Heider leichter, als ich gedacht, in den allgemeinen Rahmen zu bringen erlauben.

Den bisherigen Darstellungen der »Blastosphära«, die für die gerade ausgeschlüpfte Larve fast übereinstimmen und erst bezüglich des späteren Larvenlebens und der Metamorphose aus einander gehen, dürfte kaum etwas hinzuzufügen sein; namentlich sind durch Heider auch die minutiösesten Einzelheiten der Histologie genau beschrieben worden.

Hervorheben möchte ich, dass, wie Heider schon vermuthet, die Larven stets Nachts ausschwärmen und sich dann an der Lichtseite des Glases sammeln. Die Farbendifferenz der Pole fand ich bei meinen Larven sehr beträchtlich; das hintere Drittel schön

[1] Delage scheint geneigt, hierin ein Zeugnis von großer Tragweite gegen die Vererbungstendenz und für die Einwirkung der während der Ontogenie thätigen Faktoren zu erblicken, also die Schwamm-, spec. die Oscarella-Entwicklung für eine sehr aktuelle Frage im Sinne der Entwicklungsmechanik zu verwerthen. So sehr ich die Berechtigung dieser Fragen und ihre Anwendbarkeit auf dieses Gebiet anerkenne, so erscheint es mir doch zuerst nöthig, den normalen morphologischen Entwicklungsgang vorher mit aller Sicherheit festzustellen.

karminroth, die vorderen zwei Drittel dagegen nicht röthlich oder gelb, sondern rein weiß, wenigstens im auffallenden Licht. Eine Differenz in der Länge der Geißeln habe ich dagegen bei frisch ausgeschlüpften Larven nicht finden können und glaube mit SCHULZE (77), dass die von CARTER (74) und BARROIS (76) angegebenen Unterschiede durch die beim Schwimmen verschiedene Stellung der Geißeln bedingt sind.

Anders steht es jedoch mit dem Größenunterschied der Zellen selbst, den ich schon bei der jungen Larve im hinteren Drittel um ein Bedeutendes gegenüber dem vorderen ausgesprochen finde. Allerdings lässt er sich an Zupfpräparaten kaum konstatiren, weil die isolirten Zellen aus den natürlichen Lagerungs- und Druckverhältnissen der Blastosphära gebracht sich kontrahiren und ganz andere Formen annehmen können. Betrachtet man aber die Larve als Ganzes, so sieht man schon am lebenden Objekt bei Einstellung auf den optischen Schnitt, dass die Dicke der Blastosphärawandung (die ja der Höhe der einzelnen Zellen entspricht), im hinteren, roth gefärbten Theil um ein Drittel und noch mehr zunimmt, und zwar gilt dies nicht nur für den mit glashellem Exoplasma versehenen Theil, sondern für das ganze hintere Drittel, wenn auch gerade der Pol selbst etwas niedrigere Zellen aufweist (Fig. 1). Wie HEIDER angiebt, sollen bei der großen Formveränderlichkeit der Larve »diese Verhältnisse mannigfachen Variationen unterliegen«; indessen halten sich diese Unterschiede doch stets innerhalb gewisser Grenzen, so zwar, dass im Allgemeinen am hinteren Drittel die Zellhöhe stets beträchtlicher ist wie vorn. Auch am Totalpräparat der konservirten und gefärbten Larve ist das ersichtlich, nicht nur dass die Wanddicke hinten stets größer erscheint, auch die einzelnen Kerne liegen hier deutlicher und weiter aus einander, was ja für größere Ausdehnung der einzelnen Zellen spricht, und die Kerne selbst sind, wie auch Schnitte lehren, merklich größer.

Die Larve ist im Inneren noch durchaus frei an zelligen Elementen, und in dieser Hinsicht eine typische Blastosphära; ihre Höhlung ist im Vergleich zur Wandungsdicke sehr beträchtlich (im Gegensatz z. B. zu der Larve von Sycandra und anderer Kalkschwämme), und desswegen ergeben sich leicht Dellen und Einstülpungen, größerer und kleinerer, vergänglicher oder länger dauernder Art, die jedoch keinerlei morphologische Bedeutung besitzen. Schon bei den kompakteren Kieselschwammlarven kommen solche Eintreibungen öfters vor; um wie viel eher sind sie also bei diesen

hohlen Larven möglich, ja durch das Anstoßen im engen Raum des Züchtungswassers beinahe unvermeidlich!

Ich habe solche Einstülpungen meistens am vorderen Ende, wie es durch die Richtung des Schwimmens bedingt ist, mitunter auch am hinteren Pol, selten seitlich an beliebigen Stellen beobachtet, ohne ihnen irgend welchen morphologischen Werth beizumessen. Als freischwimmende Gastrulä möchte ich sie um so weniger bezeichnen, als sich in vielen Fällen die Einstülpung wieder ausgleicht, und die Larve ihren Entwicklungsgang weiter fortsetzt. In anderen Fällen ist die Delle zu tief, und die Larve geht nach und nach zu Grunde. Eine wirklich bedeutsame und bleibende Lageverschiebung der Zellen der Larve geht erst dann vor sich, wenn dieselbe keine einheitliche Blastosphära mehr vorstellt, sondern eine Reihe weiterer Veränderungen im histologischen Charakter ihres Zellmaterials durchgemacht hat.

Es sind dies dieselben Veränderungen, die BARROIS schon gesehen und in optischen Schnitten abgebildet hat (76, Figg. 31 und 32), und die wohl auch F. E. SCHULZE meint, wenn er sagt (77, p. 23), dass er »gewisse nicht unerhebliche Veränderungen mit einiger Regelmäßigkeit eintreten sah«, die jedoch von HEIDER (86, p. 177) »als höchst wahrscheinlich abnorme« bezeichnet werden, weil alle die Forscher vor ihm kein Festsetzen beobachtet haben, sondern höchstens noch ein oder das andere, lange danach folgende Stadium eines jungen Schwämmchens abbilden. Auch diese Stadien, wie z. B. SCHULZE's Fig. 23, wo Geißelkammern, Kanalsystem und mesodermales Gewebe abgebildet ist, werden von HEIDER nicht anerkannt.

Meinen Beobachtungen nach sind aber gerade diese Veränderungen, die Differenzirung der Zellen des hinteren Pols und dessen Volumsvergrößerung die normalen; denn ich habe solche Larven sich anheften und zu jungen Schwämmchen gleich der SCHULZE'schen Abbildung auswachsen sehen. Da mir nicht nur die Betrachtung der lebenden Larve, sondern auch Schnitte durch mit Chromosmiumsäure gehärtetes Material dieselben Resultate von den Zellveränderungen geliefert haben, möchte ich darauf kurz eingehen.

Die erste Veränderung, die an den Zellen des hinteren Drittels sich bemerkbar macht, ist die, dass der Unterschied zwischen dem peripheren, hellen Exoplasma und dem nach innen gelegenen, mehr granulirten Endoplasma verwischt wird, und die ganze Zelle gleichmäßig, aber schwach granulirt erscheint. Von einem besonderen

»Kragen« kann dann an der Zelle keine Rede mehr sein; auch die Geißel wird kürzer und in ihren Bewegungen matter. Manche Zellen sind auch ganz ohne Geißel und zeigen, isolirt, amöboïde Fortsätze. Die Granulirung spricht sich nach und nach stärker aus und die einzelnen Zellen nehmen an Volumen zu; insbesondere sieht man auch am Oberflächenbild, dass ihre Außenflächen sich sehr verbreitert haben. Man könnte zuerst daran denken, dass sich einige der schlanken Geißelzellen mit einander verschmolzen hätten; doch ist dies nicht der Fall, sondern es hat gleichzeitig sowohl eine Verkürzung der Zellen in ihrer Hauptachse stattgefunden (Fig. 2), so dass sie bedeutend weniger schlank sind, auch hat jede einzelne, wie man sich durch Übergangsstadien überzeugen kann, in Folge der Aufnahme von Granula an Volumen zugenommen.

Dieser Vorgang spricht sich immer deutlicher aus; manche Zellen sind fast kubisch oder irregulär geworden und zeigen sich mit größeren und kleineren Körnchen, die sich durch Osmium schwärzen, dicht erfüllt. Allerdings haben auch die Geißelzellen der vorderen Hälfte an Höhe verloren (Fig. 2); aber ihr Plasma ist ziemlich unverändert und hell geblieben, und ihre Geißeln erscheinen noch in voller Länge. Dadurch wird der schon vorher äußerlich durch die Farbe angedeutete Gegensatz zwischen der vorderen und hinteren Larvenpartie auch dem inneren Wesen nach sehr ausgesprochen, und man könnte auch hier geradezu von einer »Amphiblastula« reden, wenn nicht auf diesem Stadium bereits einige der vorhin erwähnten granulirten Zellen in die innere Höhlung eingewandert wären.

Auf jeden Fall sehen wir nunmehr eine aus zwei Zellsorten, oder Schichten bestehende Larve vor uns, durchaus vergleichbar der von Sycandra und den Kieselschwämmen; am vorderen Ende schlankere und helle Geißelzellen, am hinteren Ende größere granulirte Zellen mit und ohne Geißel, die letzteren theilweise schon im Inneren parenchymartig.

In einigen extremen Fällen — allerdings betraf dies Larven, die nicht zum Ansetzen gekommen waren — waren die Unterschiede noch weiter ausgebildet, und die beiden Larvenhälften durch eine leichte Einschnürung, wie sie auch bei den Kieselschwämmen an der Grenze beider Schichten vorkommt (Maas 93, Figg. 41, 68 u. a.) von einander getrennt. Diese Einkerbung wurde immer stärker und schien geradezu die Larve in zwei differente Theile zerschnüren zu wollen (Fig. 3). Dies letztere Verhalten ist offenbar pathologisch, aber selbst im normalen Fall heben sich die beiden Theile nicht nur

im Charakter ihrer einzelnen Zellen sondern auch als Ganzes scharf von einander ab.

Auch das weitere Schicksal der Zellschichten der Larve sowohl beim Ansetzen, wie später, entspricht ganz den an Sycandra und den Kieselschwämmen gewonnenen Resultaten. Die Larve heftet sich, wie ich bestimmt versichern kann, stets mit dem vorderen, unpigmentirten, geißeltragenden Pol an. Ein Festheften mit dem hinteren, röthlichen Körnerzellenpol habe ich niemals beobachtet, höchstens ein gelegentliches Liegenbleiben von immer schwächlicher schwimmenden Larven, das ohne die Folgen blieb, die mit dem normalen Ansetzen verbunden sind.

Es steht dies im anscheinend direkten Gegensatz zu den Beobachtungen HEIDER's über diese Phase; jedoch sind dieselben gerade an dieser Stelle, seinen eigenen Angaben nach, nicht so bestimmt; sie lassen sich sogar theilweise in unserem entgegengesetzten Sinne deuten. HEIDER selbst sagt (86, p. 199): »Die Treue meiner Schilderung nöthigt mich einzugestehen, dass ich in einigen Fällen auch Bilder gesehen habe, welche auf eine Einstülpung des vorderen, gelblich gefärbten Pols schließen ließen;« jedoch hält er diese Individuen nicht für lebenskräftig. An anderen Stellen, wo noch von der frischen, munter schwärmenden Larve die Rede ist, (p. 182) spricht er von deren »Neigung, sich an feste Körper oder die Oberfläche des Wassers zeitweilig festzuankern. Dieses Sichfestheften geschieht immer mit dem vorderen Körperpole« . . . . »das hintere Drittel legt sich jedoch nie an die Unterlage an.« Je mehr das Larvenleben sich seinem Ende nähert, desto häufiger wird, auch nach HEIDER, dies Anheften; es ist nun durchaus nicht einzusehen, warum diese für das Larvenleben von HEIDER klar erkannte Tendenz der beiden Pole sich beim definitiven Festhaften auf einmal umkehren soll. Im Gegentheil, gerade die spät eintretenden Erscheinungen neigen leicht zum Anormalen, »le meilleur critérium est la rapidité du dévélopment« (BARROIS 76, p. 47); die Anfangs auftretenden Ansatzversuche mit dem vorderen Pol zeigen das Typische, während die anderen nur ein gelegentliches Liegenbleiben altersschwacher Larven bedeuten.

Ich kann also auch nicht mit DELAGE eine dritte Möglichkeit annehmen, nämlich die, dass erst durch das Ansetzen selbst der eine oder der andere Pol je nachdem seinen gastralen oder dermalen Charakter gewänne; vielmehr finde ich hier eine bemerkenswerthe Unabhängigkeit der morphologisch-typischen Veränderungen von den

biologischen Faktoren, wie dies auch früher schon GOETTE für die Spongienentwicklung betont hat, und wie es auch z. B. von METSCHNIKOFF bei der Sycandra-Larve beschrieben worden ist (74), bei der die Differenzirung des Körnerzellenlagers in Spiculabildner und Epithelzellen gelegentlich schon in der freischwimmenden Larve vor sich gehen kann.

Eben so nehmen hier die Zellen des hinteren Drittels schon in der Larve ohne Rücksicht auf den Zeitpunkt des Festsetzens ihre körnige Beschaffenheit an und zeigen auch mitunter schon eine Einwanderung nach der Höhlung, also Differenzirung der Parenchymschicht vom Epithellager. Das Festsetzen erfolgt nach äußerlichen biologischen Bedingungen je nach Gesundheit der Larve, passendem Platz etc., und findet dann die Larve in mehr oder minder vorgeschrittener Differenzirung der beiden Lager. Charakteristisch mit dem Festheften verbunden ist nicht eine Änderung im Charakter, sondern in der Lagebeziehung der Zellen. Die schlanken Geißelzellen am Vorderende gerathen durch die Einstülpung des Festsetzens ins Innere, und die körnigen Zellen des hinteren Pols kommen außen um sie herum zu liegen. Je nach Beschaffenheit und Ausdehnung der Ansatzbasis bilden dann die Geißelzellen im Inneren entweder die Auskleidung eines halboffenen Sacks, oder eine kompakte Schicht, oder im extremsten Fall eine breite Platte (wenn z. B. die Wasseroberfläche die Ansatzfläche abgegeben hat). Damit wird aber für das Wesentliche des Vorgangs nichts geändert; zwei schon differente Schichten werden nun auch in verschiedene Lagebeziehung zur Außenwelt gebracht. Das nach dem Ansetzen resultirende Bild ist also nach meinen Beobachtungen ein umgekehrtes wie das von HEIDER (86, Fig. 25), das auch in verschiedenen Lehrbüchern zu finden ist, und zeigt gerade die schlankeren Zellen im Inneren, die körnigen, größeren außen (Fig. 4), wie es übrigens ganz dem Verhalten von Sycandra, Esperella etc. entspricht.

Für die weiteren Stadien kann ich den bisherigen Beobachtungen kaum Neues hinzufügen; nur hervorheben möchte ich, dass mir dieselben von Anfang an nicht so einfach lamellenartig, aus gefalteten Epithelien zusammengesetzt erschienen sind, wie es den HEIDER'schen Abbildungen (27—31) entspräche, sondern mehr parenchymartig, ähnlich der Abbildung bei F. E. SCHULZE (77, Fig. 23), mit wohl entwickeltem Grundgewebe und darin befindlichen Bindesubstanzzellen, die ja bereits in der Larve sich theilweise gesondert hatten. Sowohl SCHULZE wie HEIDER haben ferner

beobachtet, wie lange die Einstülpung der Geißelzellen nach außen geöffnet bleiben kann, noch auf einem Stadium, wo sich schon die Divertikel der Geißelkammern angelegt haben, was ich nur zu bestätigen habe. Bemerkenswerth ist ferner besonders, dass die Divertikelbildung um den primären Hohlraum herum zuerst in einem, dann in mehreren einander genäherten Kränzen erfolgt (Fig. 5 *g*), ganz wie bei Sycandra die Tubenbildung. Die einzelnen Buckel, die einen Kranz zusammensetzen, stoßen dabei direkt an einander, ohne durch andersartige Auskleidungszellen des centralen Hohlraums von einander geschieden zu sein; eben so nahe liegen sie den Buckeln des nächstfolgenden Kranzes. Es muss dahingestellt bleiben, ob die nachher zwischen den Divertikeln sich hinziehende Auskleidung platter Epithelzellen ebenfalls von diesen Geißelzellen stammt, durch Abflachung, wie es HEIDER annimmt, oder ob wir es hier nicht vielmehr mit eingewanderten Dermalzellen zu thun haben, wie es für die ausführenden Lakunen bei den Kieselschwämmen von DELAGE und mir beschrieben worden ist; die Geißelzellen würden sonach nur die Kammern selbst bilden. Mehrere Umstände, wie die oben erwähnte Lage der Kammerdivertikel, die sich stets mit ihrem Geißelepithel berühren, weisen darauf hin, das letztere anzunehmen, so dass mit dem Verschluss der Ansatzöffnung die Dermalzellen stets weiter nach innen wachsen und dann zwischen die Kammerdivertikel gerathen. Auch geschieht die Neuanlage eines Divertikels niemals von einer Stelle mit plattem Epithel aus, sondern stets von da, wo richtige Geißelzellen vorhanden sind, also von der Basis d. i. Mündung eines früheren Divertikels. Doch können diese Fragen erst an neuem Material, oder durch den Vergleich mit den späteren, ja ebenfalls noch nicht bekannten Stadien von Sycandra nach der Metamorphose gelöst werden. Auch sind sie von minder wichtiger Natur und lassen die Hauptfrage, die Verwendung der Larvenschicht bei der Metamorphose unberührt.

In dieser Hinsicht ist für Oscarella als Resultat festzuhalten, dass ihr Entwicklungsgang keinen besonderen Typus darstellt, sondern ebenfalls ein (nur später eintretendes) zweischichtiges Larvenstadium aufweist, aus körnigen Zellen am hinteren, aus schlanken Geißelzellen am Vorderende bestehend, und dass diese Schichten für den Aufbau des erwachsenen Schwammes ganz dieselbe Verwendung finden, wie bei Sycandra, den Asconen, den Kieselhorn- und Hornschwämmen.

Für die Homologisirung der Schichten innerhalb des Spongienstammes bestehen also keinerlei Schwierigkeiten; im Gegentheil, die Übereinstimmung ist größer als in mancher anderen Gruppe; die Zerlegung des ursprünglich einheitlichen äußeren Lagers in eine bloß epitheliale bedeckende Schicht und in die Parenchymschicht mit den Skelettbildnern ist ein bei Kalkschwämmen wie bei Kieselschwämmen paralleler Vorgang, wie ich schon früher erörtert habe (92β). Die geringen Verschiedenheiten, die im Entwicklungsgang auf der einen oder anderen Seite bestehen, lassen sich als zeitliche Verschiebungen und mit den Verschiedenheiten der erwachsenen Schwämme ohne Zwang begründen.

Schwieriger jedoch steht es mit der Frage, wie diese Schichten mit den Keimschichten der übrigen Thiere, die typischen Cölenteraten inbegriffen, zu vergleichen sind, und wie und ob dem zufolge den Spongien Stellung innerhalb der Metazoen zugewiesen werden soll. Man kann zweierlei Standpunkte mit je zwei Unterabtheilungen unterscheiden:

A. Will man überhaupt vergleichen, so giebt es zwei Möglichkeiten: 1) Man geht vom erwachsenen Schwamm aus und betrachtet die Verwendung der Keimschichten als für den Vergleich maßgebend. Dann müssen die Geißelzellen dem Entoderm, die Körnerzellen trotz ihrer inneren Lage dem Ektoderm plus event. Mesoderm der übrigen Thiere verglichen werden. 2) Man geht vom Verlauf der Entwicklungsgeschichte aus und hält die zuerst und länger dauernde Lagebeziehung für maßgebend. Dann sind die Geißelzellen Ektoderm, die Körnerzellen Entoderm, trotz ihres späteren Schicksals, zu nennen.

B. Man verzichtet auf jeden Vergleich der Spongien mit den übrigen Thieren, sei es: 1) weil man sie der erwähnten Schwierigkeiten und anderer anatomischer Gründe wegen für einen von den übrigen Metazoen getrennt entstandenen Thierstamm hält, wobei die Homologie der Keimblätter bei den anderen Metazoen gar nicht tangirt wird, oder 2) weil man den Standpunkt hat, auf den Vergleich der Keimblätter im Thierreich überhaupt zu verzichten, und in ihnen nur eine von den jeweiligen Umständen beeinflusste, passende Anordnung des Zellmaterials zu sehen.

Bei letzterer Annahme fallen natürlich alle Erörterungen für oder gegen eine Homologie von selbst fort, in den ersten Fällen hat man die Wahl, das Keimblatt, wie es Braem in seinem interessanten Aufsatz (Biol. Centralbl. 1895) ausdrückt, entweder als morphologischen oder als physiologischen Begriff zu fassen. Es wäre ferner

noch auf eine mehr phyletische Betrachtungsweise hinzudeuten, bei der die Keimblätter als Primitivorgane eines Urthieres gedeutet werden. Dabei werden sich im Allgemeinen für die beiden primären Keimblätter die Begriffe morphologisch und physiologisch decken, d. h. die zum Entoderm zu rechnenden Zellen des zweiblätterigen Keims werden das Material zum Mitteldarm des fertigen Thieres, die zum Ektoderm gehörigen Zellen werden das Material zur äußeren Haut und der damit in Zusammenhang stehenden Organe liefern. Gewisse Einschränkungen kommen wohl da und dort vor, die sich jedoch — es ist hier nur von den beiden primären Blättern die Rede — schließlich wieder in den allgemeinen Rahmen einfügen. Bei den Spongien handelt es sich jedoch nicht um bloße Einschränkungen, sondern um einen direkten Gegensatz zwischen morphologischem und physiologischem Keimblattbegriff.

So lange nur die Entwicklungsgeschichte von Sycandra bekannt war, trat dieser Gegensatz nicht so scharf hervor, man konnte, allerdings mit einigem Zwang, das spätere Schicksal der Keimschichten mit dem Verlauf der Entwicklungsgeschichte in Einklang bringen und die großen Körnerzellen trotz ihrer Lage am vegetativen Pol und ihrer zeitweiligen Einstülpung als Ektoderm, die Geißelzellen am animalen Pol als Entoderm bezeichnen. Nachdem wir aber bei den Kieselschwämmen durchaus vergleichbare Larven kennen gelernt haben, bei denen die beiden Zellschichten nicht an verschiedenen Hälften einer hohlen Blase liegen, sondern bei denen die Geißelzellen die Körnerzellen mehr oder minder vollständig umwachsen, ganz wie es sonst bei einer epibolischen Gastrulation geschieht, da war für die Spongien der Gegensatz zwischen früheren Entwicklungsstadien und späterem Schicksal gegeben.

Schon früher hat sich Goette in einer zu wenig beachteten Mittheilung dagegen ausgesprochen (86, p. 294), dass laut Heider »an den Blastulae verschiedener Schwämme sich die entgegengesetzten Hemisphären zum Entoderm einstülpten, d. h., dass nicht der Ursprung sondern die späteren Leistungen eines Keimtheils für seine Homologie maßgebeud wären . . . . . . eine solche Auffassung würde die Bedeutung der vergleichenden Entwicklungsgeschichte in Frage stellen.« Auch Delage sagt (92, p. 411) »si l'on admet dans toute sa rigueur la théorie des feuillets, il faut qu'il y ait quelque chose de renversé par rapport aux métazoaires;« und ich selber habe sehr ausführlich (93, p. 428 ff.) die Gründe erörtert, bei den Spongien zunächst eine Entodermbildung durch Gastrulation und darauf einen

sekundären, mit dem Ansetzen verbundenen Umwachsungsprocess anzunehmen.

Inzwischen sind noch weitere Thatsachen aus der Entwicklung der Spongien bekannt geworden, die diese Auffassung stützen können. Zunächst die von MINCHIN untersuchte Metamorphose von Asconen, bei denen eine Art Planulalarve, außen aus Geißelzellen, innen aus einer Masse körniger Zellen gebildet, vorhanden ist. In Bezug auf das spätere Schicksal werden auch hier nach »Umkehr der Schichten«, die Körnerzellen zur Haut und den Nadelbildnern, die Geißelzellen zur Auskleidung des Gastralraumes. In Bezug auf Herkunft kommen aber die Körnerzellen nach dem Stadium einer Blastula durch einen Process zu Stande, den man sonst nur als »multipolare Entodermbildung« bezeichnen würde. Hierzu gesellt sich jetzt noch die Metamorphose von Oscarella, bei der die Bildung der Körnerzellen mehr polar geordnet ist, und bei der dann ebenfalls die Geißelzellen des animalen Pols zur Gastralauskleidung werden.

Alle diese früheren Vorgänge haben trotz der Verschiedenheiten im Einzelnen bei Sycandra, Kieselhornschwämmen, Asconen und Oscarella das Wesentliche gemeinsam, zwei nach Lagebeziehung und Charakter verschiedene Zellschichten herzustellen, die man sonst im Thierreich als Ektoderm und Entoderm bezeichnen würde; und dieses allen gemeinsame Stadium der Zweischichtigkeit dauert — ein Umstand, dem bisher stets in der vergleichenden Entwicklungsgeschichte Bedeutung beigelegt wurde — längere Zeit hindurch an. Alle diese Bildungen kommen auch bei den typischen Cölenteraten als »multipolare, unipolare Entodermbildung durch Einwanderung, als epibolische oder invaginirte Gastrulation vor; bei den Cölenteraten bleiben jedoch die Schichten der dadurch zu Stande kommenden Planulalarve auch für den erwachsenen Zustand in gleicher Lage, während bei den Spongien sich Lage und Verwendung umkehren.

Diejenigen Autoren nun, die trotz der typischen bei Spongien vorkommenden »Entoderm«-Bildungsweisen, trotz des lange andauernden Planula ähnlichen Zustandes, dies Alles für nebensächlich halten und nur den definitiven Zustand nach Umkehr der Schichten zum Vergleich nehmen (Standpunkt *A* 1), die scheinen mir in Wirklichkeit auf dem Boden der negirenden Anschauungsweise (*B* 2), den Keimblättern gegenüber zu stehen. Damit soll nicht gesagt sein, dass diese Anschauung nicht vertreten werden könne; ich glaube nur, dass diese meisten dieser Autoren eine so radikale Meinung

selbst nicht theilen, sondern auf dem Boden der Keimblätterlehre zu stehen glauben, wie ja aus ihrer Nomenclatur, die Umkehr der Schichten Gastrulation, die Geißelzellen Entoderm zu nennen, hervorgeht; dass aber in Wirklichkeit ihr Standpunkt (*A* 1) mit einer völligen Negirung der Blätterlehre (*B* 2) zusammenfällt.

Ein anderer, noch vertretbarer Standpunkt wäre der (*B* 1), die Spongien als unabhängig von den übrigen Metazoen entstandene Gruppe anzusehen, so dass deren Keimblättervergleich hier überhaupt nicht in Frage käme. In diesem Sinne hat sich zuletzt Delage ungefähr so ausgesprochen: die Spongien zeigen ebenfalls eine fortschreitende Differenzirung ihrer Elemente, aber dieselbe vollzieht sich nicht im Sinne von Blättern, sondern zellenweise, indem sich einzelne Zellen zu dieser, andere zu jener Leistung umbilden. Ich habe dagegen schon früher geltend gemacht, dass alle diese Zellsorten der mittleren Schicht und äußeren Bedeckung ursprünglich ein einheitliches Keimlager bilden und sich, die skeletbildenden Elemente meist zuerst, in verschiedenen Phasen der Ontogenie von einander sondern (92 *β*, 93), eine Anschauung, die jetzt namentlich durch die Beobachtungen Minchin's an jungen Kalkschwämmen (95), wo noch die Epithelzellen selbst Spicula ausscheiden, ihre weitere Bestätigung erhalten hat. Ferner muss hervorgehoben werden, dass gerade die Oscarella-Metamorphose, die von Delage zur Stütze der direkten Abstammung von Protozoen benutzt werden konnte (92, p. 415), jetzt ein anderes Ansehen gewinnt und ebenfalls darauf hinweisen kann, auch in den Spongien zweiblättrige Thiere, jedoch mit Umkehr der Schichten, zu sehen [1].

Es liegen also außer dem negirenden Standpunkt der sich durch das Zusammenfallen von Ansicht *A* 1 mit *B* 2 ergiebt, noch zwei Auffassungen vor, die beide vertreten werden können, für deren eine jedoch außer früher angeführten theoretischen Gründen (Minchin 97, p. 33) jetzt auch solche der Beobachtung in die Wagschale fallen.

---

[1] In einem mittlerweile erschienenen Referat v. Lendenfeld's über Minchin (97), Zoolog. Centralbl. (IV. Jahrg. p. 910—913), ist die Ansicht ausgesprochen, dass der Begriff Cölenteraten nicht phyletisch, sondern »morphologisch« gefasst werden soll, und die Spongien also hier einzureihen seien. »Ob sie für sich aus Protozoen (Choanoflagellaten) hervorgegangen sind, oder ob sie sich aus den Gastraeadenvorfahren der Cnidaria entwickelt haben, kommt dabei gar nicht in Betracht.« Damit scheint mir über das Wesen der Streitfrage nichts gesagt, und nur äußerlich durch Andersfassung eines Wortes, so zu sagen ein Modus vivendi resp. distribuendi für den Systematiker hergestellt zu sein.

Wie die definitive Entscheidung fällt, ist damit doch noch nicht gesagt; es soll aber hier hervorgehoben werden, dass diese früher im Beobachtungsmaterial aus der Spongiengruppe selbst lag, dass heute aber letzteres so weit vorliegt, dass die Entscheidung außerhalb der Untersuchungen selbst gerückt ist, und nur noch vom allgemeinen Standpunkt, von theoretischen Gründen, abhängt.

München, Zoolog. Institut, December 1897.

Citirte Litteratur.

1874. H. J. CARTER, On the development of marine Sponges etc. Ann. S. Mag. (ser. 4.) Vol. XIV.

'74. E. METSCHNIKOFF, Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme. Diese Zeitschr. Bd. XXIV.

'76. CH. BARROIS, Mémoire sur l'embryologie de quelques Éponges de la Manche. Ann. Sc. Nat. (sér. 6. Zoolog.) T. III.

'77. F. E. SCHULZE, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. II. Die Gattung Halisarca. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII.

'78. —— V. Die Metamorphose von Sycandra raphanus. Ibid. Bd. XXXI.

'80. —— IX. Die Plakiniden. Ibid. Bd. XXXIV.

'82. W. J. SOLLAS, On the development of Halisarca lobularis. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXIV.

'86. K. HEIDER, Zur Metamorphose der Oscarella lobularis O. Schm. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. VI.

'86. A. GOETTE, Nachträgliche Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Spongien. Zool. Anz. Bd. IX.

'92 α. O. MAAS, Die Metamorphose von Esperia lorenzi etc. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. X.

'92 β. —— Die Auffassung des Spongienkörpers etc. Biolog. Centralbl. Bd. XII.

'92. Y. DELAGE, Embryogénie des Éponges etc. Arch. Zool. Exp. ser. 2. T. X.

'93. O. MAAS, Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacusspongien. Zool. Jahrb. Abth. für Anat. Bd. VII.

'94. E. A. MINCHIN, The Embryology of the Porifera. Science Progr.

'95. —— Note on the larva and postlarval development of Leucosolenia etc. Proc. Roy. Soc. Vol. LX.

'96. O. MAAS, Erledigte und strittige Fragen der Schwammentwicklung. Biolog. Centralbl. Bd. XVI.

'97. E. A. MINCHIN, The position of Sponges in the animal kingdom. Science Progress. New Ser. Vol. I.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XLI.

Die Figuren sind bei etwa 150facher Vergrößerung gezeichnet, theils nach optischen Durchschnitten der lebenden, theils nach wirklichen Durchschnitten der konservirten Larven und sind, umgekehrt wie bei HEIDER, so orientirt, dass der beim Schwimmen vordere, pigmentarme Pol auf der Tafel nach unten gerichtet ist. Geißeln und Pigment sind weggelassen. Es bedeutet:

g, Geißelzellen des vorderen Pols (spätere Gastralzellen);
k, Körnerzellen des hinteren Pols (spätere Dermalzellen);
m, eingewanderte Parenchymzellen;
A, Ansatzbasis.

Fig. 1. Frisch ausgeschlüpfte Larve, mit bereits beträchtlichen Unterschieden in der Zellhöhe etc.

Fig. 2. Ältere Larve. Zellen am Vorder- und Hinterende in Größe und Charakter noch verschiedener.

Fig. 3. Etwas pathologische Larve, beide Zellschichten durch Einschnürung getrennt.

Fig. 4. Jung angesetztes Stadium, die Ansatzstelle noch weit offen.

Fig. 5. Etwas älteres Stadium, noch vom ersten Tag, Ansatzstelle enger. Geißel-(Gastral-)zellen bereits die Divertikel der Kammern bildend.

Das Blutgefäfssystem von Salamandra maculata, Triton taeniatus und Spelerpes fuscus; mit Betrachtungen über den Ort der Athmung beim lungenlosen Spelerpes fuscus.

Von

Dr. **Emil Bethge.**

Mit Tafel XLII und XLIII.

Die in Nachstehendem mitgetheilten Untersuchungen wurden im Zoologischen Institute der Universität Halle-Wittenberg während der letzten drei Semester (Sommer-Semester 1896 bis Sommer-Semester 1897) angestellt. Ich will auch an dieser Stelle Herrn Professor Dr. Grenacher für das Interesse, das er an meinen zoologischen Studien und besonders an dieser Arbeit nahm, und für die bereitwillige Beschaffung des Materials meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

Nachdem vor wenigen Jahren das Fehlen der Lungen bei mehreren Salamander-Arten festgestellt worden war, musste natürlich auch der Frage näher getreten werden, auf welche Weise diese landlebenden, lungenlosen Thiere ihr Sauerstoffbedürfnis befriedigen. Herr Privatdocent Dr. Brandes, der die Anatomie einer großen Reihe von lungenlosen Salamandern untersucht und mehrere Exemplare des interessanten italienischen Höhlensalamanders (Spelerpes fuscus) lebend beobachtet hatte, hielt es für wünschenswerth, dass von morphologischer Seite aus eine einschlägige Untersuchung unternommen werde, besonders weil ihm die von physiologischer Seite angestellten Versuche und die daraus gezogenen Folgerungen keineswegs einwandsfrei und überzeugend schienen.

Ich bin Herrn Dr. Brandes zu großem Danke verpflichtet, dass er nicht nur zu meinen Gunsten auf die weitere Verfolgung dieser Frage verzichtete und mir die eingehende Untersuchung anvertraute, sondern dass er auch an dem Fortgange meiner Studien den regsten Antheil nahm und mich mit seinem Rathe in jeder Hinsicht auf das wirksamste unterstützte. Auch der Gräfin Fräulein Dr. Maria

von Linden, die während des Winter-Semesters 1896/97 Herrn Dr. Brandes vertrat, habe ich aufs herzlichste zu danken besonders für ihre liebenswürdige Mühewaltung bei den sehr schwierigen Injektionen, deren Gelingen ich zum größten Theil ihrer außerordentlichen Geschicklichkeit zu danken habe.

Injicirt wurde mit warmer Masse, Gelatine mit Preußisch Blau oder Chinesisch Zinnober. Davon eignete sich die blaue Injektionsmasse besonders für mikroskopische Präparate, während für makroskopische Untersuchungen die Zinnoberinjektion vorzuziehen war. Es wurden stets Totalinjektionen ausgeführt, indem die Kanüle in den Konus eingebunden wurde, eine Manipulation, die bei Spelerpes wegen der Enge des Konus mit großen Schwierigkeiten verknüpft war.

Von lungenlosen Salamandriden stand mir nur Spelerpes fuscus zur Verfügung. Die Untersuchung hatte einerseits den Verlauf der größeren Gefäße festzustellen, andererseits die Vertheilung der Kapillaren, besonders derjenigen, die geschickt sind, Sauerstoff aus der Luft aufzunehmen. Zur Vergleichung musste naturgemäß der Kreislauf der Lungen-Salamander herangezogen werden; ich wählte dazu Salamandra maculata und Triton taeniatus, die in hinreichender Menge leicht zu beschaffen waren. Aber bald stellte es sich heraus, dass das über den Gefäßverlauf der Salamandriden Bekannte durchaus unzureichend genannt werden muss. Daher war ich genöthigt, vor Allem erst einmal den Verlauf der größeren Gefäße bei Salamandra maculata und Triton taeniatus festzustellen, sodann zu untersuchen, wie sich die Kapillaren bei diesen Formen verhalten an Stellen, wo Athmung möglich ist. Die Fragestellung also lautet:

1) Wie verlaufen die stärkeren Blutgefäße bei den lungenlosen Salamandriden, und in wie fern unterscheidet sich ihr Verlauf von dem der Lungen-Salamander?

2) Wie verhalten sich die Kapillaren in der Haut und in denjenigen Theilen, die von der atmosphärischen Luft umspült werden, bei lungenlosen Salamandriden, und wie unterscheiden sich diese Verhältnisse von denen der Lungen-Salamander?

Um uns die nöthigen Vergleichsobjekte zu beschaffen, müssen wir aber zuerst das Gefäßsystem von Lungen-Salamandern genau kennen lernen. Ich schildere daher zuerst die Ergebnisse meiner Untersuchungen an Salamandra maculata und Triton taeniatus.

Salamandra maculata.

(Taf. XLII, Fig. 1.)

Aus dem Bulbus arteriosus gehen jederseits vier, seltener drei Arterienbögen hervor. Der erste (*I*)[1] endet in der Carotidendrüse, aus der zwei Gefäße entspringen, die Arteria carotis interna (*ci*) und die Arteria carotis externa (*ce*). Die erstere geht um den Ösophagus herum, verläuft eine kurze Strecke auf der Schädelbasis und dringt dann in die Schädelhöhle ein (Taf. XLIII, Fig. 10 *ci*). Auf ihrem Wege giebt sie dünne Äste an Pharynx und Gaumen ab. Die Arteria carotis externa (*ce*) tritt an die Zungenbeinbögen heran und spaltet sich hier; ein Zweig zieht am Zungenbein entlang zur Zunge, der andere versorgt die Muskeln des Zungenbeinbogenapparates, sendet einen Ast an die Haut und vereinigt sich schließlich in der Unterkieferspitze mit dem gleichwerthigen Gefäß der anderen Seite.

Der zweite (*II*) und dritte (*III*) Arterienbogen vereinigen sich an der lateralen Seite des Ösophagus zur Aortenwurzel. Aus dem zweiten Bogen entspringt häufig ein dünnes Gefäß, das sich auf der Kehlhaut verzweigt.

Der vierte Arterienbogen (*IV*), der mit dem dritten durch den Ductus Botalli verbunden ist, setzt sich in die Arteria pulmonalis (*p*) fort. Aus dieser und auch häufig aus dem Ductus Botalli geht ein schwaches Gefäß ebenfalls an die Kehlhaut. Einige Seitenäste der Pulmonalarterie verzweigen sich auf der ventralen, ein Zweig auf der dorsalen Seite des Ösophagus.

Die Aortenwurzel (Taf. XLIII, Fig. 10 *aow*) greift nach vorn um den Ösophagus herum gegen die Wirbelsäule und vereinigt sich hier mit der Aortenwurzel der Gegenseite zur Aorta (*ao*). Vorher giebt sie in ihrem mittleren Theil ein Gefäß ab, die Arteria maxillaris externa[2] (Fig. 10 *me*), die zum Kieferwinkel zieht und sich hier spaltet; der stärkere Zweig, den ich in der Fig. 10 mit einem Kreuz bezeichnet habe, zieht an dem Unterkieferknochen entlang, der schwächere verästelt sich auf dem Oberkiefer.

In einiger Entfernung von der Arteria maxillaris externa entspringt aus der vorderen Wand der Aortenwurzel ein Gefäß, das sofort nach unten umbiegt und sich dann an den Wirbeln entlang nach hinten zieht, die Arteria vertebralis collateralis (Fig. 1 und 10 *vc*). An der

[1] Die in Klammer befindlichen Zahlen und Buchstaben beziehen sich auf die in der Überschrift genannte Tafelfigur.

[2] J. Hyrtl, Cryptobranchus japonicus. Schediasma anatomicum. Wien 1865.

Umbiegungsstelle, also gleich im Anfang, entsteht aus der Arteria vertebralis collateralis ein Gefäß (Fig. 10 *o*), das sich in der Gaumendecke verästelt und auch Zweige an das Auge abgiebt; ECKER[1] beschreibt beim Frosch ein analoges Gefäß, das er Arteria occipitalis nennt. Die Arteria vertebralis durchdringt die Öffnungen an der Basis der Querfortsätze, die HATSCHEK-CORI[2] abbildet, und giebt hier jedes Mal einen Seitenzweig, Ramus costalis (*rc*) ab, der an den Rippen entlang verläuft, die Muskeln durchdringt und sich mit seinen letzten Verästelungen auf der Haut ausbreitet. In gleicher Vertheilung findet man auch Rami dorsales, die Muskeln und Haut des Rückens versorgen. Die Arteria vertebralis collateralis setzt sich bis in die Spitze des Schwanzes fort und kommunicirt in ihrem ganzen Verlaufe durch Verbindungsgefäße mit der Aorta.

Aus der Aorta (*ao*) entspringen in der Höhe der vorderen Extremitäten die Arteriae subclaviae (*sc*) und geben am Schultergürtel angekommen je einen ziemlich starken Ast an die Haut ab, die Arteria cutanea magna (*cm*), die zuerst in gleicher Richtung, wie die Arteria subclavia verläuft, dann umbiegt und in der Längsrichtung des Thieres nach hinten zieht. Sie giebt nach beiden Seiten zahlreiche Seitenzweige ab und verschmilzt in der Mitte des Rumpfes mit der Arteria epigastrica (*e*), die ihren Ursprung aus der Arteria iliaca communis (*ic*) nimmt und deren Seitenäste sich ebenfalls auf der Haut verzweigen.

An der Ursprungsstelle der Arteriae subclaviae entsteht aus der Aorta die Arteria gastrica anterior (*ga*), ein dünnes Gefäß, das sich auf dem Magen und Ösophagus verästelt. Im weiteren Verlaufe giebt die Aorta Zweige an den Magen, das Mesenterium, die Leber, an den Mitteldarm und den Enddarm ab; sie versorgt weiter die Geschlechtsorgane und die Nieren; zu den hinteren Extremitäten sendet sie die Arteriae iliacae (*ic*).

Die Venen vereinigen sich, bevor sie in den Sinus venosus (*sv*) eintreten, zum Ductus Cuvieri, der auf der linken Seite sehr kurz ist oder auch ganz fehlt. Das Blut der Kopf- und Halsregion wird durch die Vena jugularis externa (*ie*) und die Vena jugularis interna (Taf. XLII, Fig. 1 und Taf. XLIII, Fig. 10 *ii*) herbeigeführt.

Die Vena jugularis externa entsteht aus der Vena lingualis (*l*) und zwei Gefäßen, von denen das eine aus den Geweben des Unter-

---

[1] ECKER, Die Anatomie des Frosches. Abth. 2. Freiburg i. B. 1881.

[2] HATSCHEK-CORI, Elementarkurs der Zootomie. Jena 1896. Taf.

kiefers und dem vorderen Theil der Kehlhaut seinen Ursprung nimmt, während das andere aus den Kapillaren des Pharynx hervorgeht, sich dorsal von den Arterienbögen auf den Pharynx ausbreitet und vielleicht Vena pharyngea (*ph'*) zu nennen sein dürfte. Die Vena lingualis beginnt in der Zunge, zieht am Zungenbein und dem letzten Zungenbeinbogen entlang und bildet über den Arterienbögen ein Rete mirabile.

Die Vena jugularis interna (*ii*) entsteht aus dem Kapillarnetz, das sich auf dem Oberkiefergaumenapparat ausbreitet, und aus Gefäßen der Schädelhöhle und des Auges. Sie wird dann verstärkt durch die Vena maxillaris superior (Fig. 10 *ms*), die das Os maxillare begleitet, und durch die Vena maxillaris inferior (Fig. 10 *mi*), die am unteren Kieferbogen entlang zieht und Äste aus dem Gewebe des Unterkiefers und aus der Kehlhaut aufnimmt. Im weiteren Verlauf empfängt die Vena jugularis interna kleine Zweige aus dem Pharynx, biegt dann um den Ösophagus herum und mündet neben der Vena jugularis externa (*ie*) in den Sinus venosus.

Das Blut der Schwanz- und Rumpfhaut wird durch eine der Haut dicht anliegende starke Vene, ich nenne sie Vena cutanea magna (*cm'*), zurückgeführt, die im Schwanze ihren Ursprung nimmt und von dort geradeswegs nach vorn verläuft, indem sie den Rückenlängsmuskel begleitet, bis sie etwa vom fünften Wirbel in einem starken Bogen zur Vorderextremität zieht, aus der die Vena subclavia (*sc'*) zu ihr stößt. Sie wendet sich dann zum Herzen und empfängt kurz vor ihrer Mündung in den Sinus ein Gefäß, das aus den Kapillaren der Kehlhaut entsteht und das ich als Vena cutanea parva (*cp*) bezeichnen möchte. In der Rumpfgegend nimmt die Vena cutanea magna jederseits sowohl aus der Haut des Rückens als auch aus der der Seitentheile Äste auf, von denen die letzteren immer zwischen zwei Rami costales der Arteria vertebralis collateralis verlaufen und desshalb vielleicht als Rami intercostales der Vena cutanea magna zu bezeichnen sind; die ersteren können Rami dorsales genannt werden.

Das Blut des Schwanzes wird durch die Vena caudalis (*c*) fortgeleitet, ein unpaares Gefäß, das mit der Aorta in dem durch die Hämapophysen gebildeten Kanal eingeschlossen ist, sich vor dem Eintritt in die Nieren spaltet und zu jeder Niere einen Ast sendet, der sich in die Venae advehentes des Nierenpfortaderkreislaufs auflöst. Ebenfalls zu den Nieren geleitet wird das Blut jeder hinteren Extremität und zwar durch die Vena iliaca (*ic'*). Diese giebt aber dicht

vor den Nieren einen Ast ab, der sich mit dem entsprechenden Ast der Gegenseite in der Medianlinie der Bauchseite zur Vena abdominalis (*a*) vereinigt, nachdem die Äste vorher noch Gefäße aus der Kloake und dem Darm aufgenommen haben. Die Vena abdominalis liegt den Muskeln der Bauchwand auf und empfängt auf ihrem Verlaufe nach vorn aus jedem Muskelsegment von jeder Seite einen Zweig; auch nimmt sie einen Ast aus der Blase auf. In der Höhe der Leber biegt sie an diese heran, nimmt vorher ein Gefäß auf, das aus den Bauchmuskeln des vorderen Rumpfes kommt, und vereinigt sich mit der Lebervene (*le*), einem Gefäße, das aus Venen des Magens, des Mitteldarmes und der Leber entstanden ist; sie löst sich beim Eintritt in die Leber in die Venae advehentes des Leberpfortaderkreislaufs auf. Das aus den Venae revehentes entstehende Gefäß ergießt sich in die Vena cava, die aus den Venae revehentes des Nierenpfortaderkreislaufs hervorgegangen ist, die Venen der Geschlechtsorgane aufgenommen hat und außerdem mit den Kardinalvenen in Verbindung steht; letztere verlaufen längs der Wirbelsäule und münden in die Vena cutanea magna kurz vor ihrem Eintritt in den Sinus. Die Vena cava geht in das hintere Ende des Sinus venosus über. Diese zuletzt genannten Gefäße sind in der von mir entworfenen Figur nicht zur Darstellung gekommen, weil sie die Übersichtlichkeit des Verlaufes der uns besonders interessirenden Gefäße stark beeinträchtigen würden.

Triton taeniatus.

(Taf. XLII, Fig. 2.)

Aus dem Bulbus arteriosus entspringen jederseits nur drei Arterienbögen. Aus dem ersten (*I*) entstehen die Arteria carotis externa (*ce*) und die Arteria carotis interna (*ci*). Erstere verläuft an dem Zungenbein entlang zur Zunge, ohne wie bei Salamandra ein starkes Gefäß an die Muskeln abzugeben. Die Carotis interna (*ci*) hat denselben Verlauf wie die von Salamandra. Der zweite Arterienbogen (*II*) bildet allein die Aortenwurzel. Der dritte Arterienbogen fehlt immer[1]. Der vierte (*IV*) ist mit dem zweiten nur durch einen sehr zarten Ductus Botalli verbunden. Die Arteria pulmonalis (*p*) giebt vor ihrem Eintritt in die Lunge einen Zweig an die Haut und einen oder zwei an den Ösophagus ab. Sie durchläuft die Lunge in gerader Linie und in ziemlich gleichbleibender Stärke

[1] BOAS, Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. VII.

bis zur äußersten Spitze. Von ihr gehen in regelmäßigen Abständen unter rechtem Winkel nach beiden Seiten Gefäße in das Lungengewebe.

Die Arteria maxillaris externa (*me*, Fig. 9), die Arteria vertebralis collateralis (Fig. 2 und 9 *vc*) und die Arteria occipitalis (Fig. 9 *o*) entstehen und verlaufen ähnlich wie bei Salamandra. Der am Unterkiefer sich hinziehende Seitenast der Arteria maxillaris externa, von dem in der Fig. 9 nur der Anfang gezeichnet und mit einem + versehen ist, giebt wie auch bei Salamandra außer an die Gewebe des Mundbodens auch zahlreiche Zweige an die Kehlhaut ab.

Die aus der Arteria subclavia (*sc*) entstehende und mit der Arteria epigastrica (*e*) verschmelzende Arteria cutanea magna (*cm*) ist sehr dünn und sendet wenig Ausläufer an die Haut.

Der Verlauf der die Eingeweide versorgenden Blutgefäße hat große Ähnlichkeit mit dem der entsprechenden Gefäße von Salamandra.

Die unpaare Vena caudalis (*c*) nimmt auch das Blut aus der Schwanzhaut auf. Vena abdominalis (*a*) und Vena cava zeigen gleiche Entstehung und gleichen Verlauf wie bei Salamandra. Wesentlich verschieden ist die Vena cutanea magna (*cm'*). Sie verläuft nicht auf dem Rücken in der Nähe der Wirbelsäule, sondern an den Seiten des Körpers, nicht weit von der Arteria cutanea magna (*cm*) entfernt; außerdem beginnt sie nicht im Schwanz, sondern erst im Rumpf, dicht vor dem Beckengürtel. Mit ihrer Lage hängt zusammen, dass ihre Rami dorsales außer aus der Rückenhaut auch Blut aus der Haut der Seitenwandungen fortführen, während die Intercostalzweige hauptsächlich das Blut der Bauchhaut aufnehmen. Im weiteren Verlaufe empfängt die Vena cutanea magna die Vena subclavia (*sc'*) und mündet gemeinsam mit der Vena cutanea parva (*cp*) in den Ductus Cuvieri.

Das Blut der vorderen Körperregion wird durch die Vena jugularis interna (Taf. XLIII, Fig. 9 *ii*) und die Vena jugularis externa (*ie*) zurückgeführt. Von den Ästen, die bei Salamandra die Jugularis externa bilden, konnte ich hier jenes Gefäß, das seinen Ursprung aus den Kapillaren der Unterkiefermuskeln und des vorderen Theiles der Kehlhaut nimmt, an keinem meiner zahlreichen Präparate nachweisen. Vielleicht wird es durch einen Seitenzweig der Vena lingualis (*l*) vertreten, der aus den Muskeln hervortritt und am letzten Zungenbeinbogen mündet.

Die Vena pulmonalis (*p'*) entsteht in der Spitze der Lunge, ver-

läuft gegenüber der Lungenarterie und nimmt von beiden Seiten Gefäße auf, die mit den Seitenzweigen der Arterie alterniren.

Spelerpes fuscus.

(Taf. XLII, Fig. 3.)

Aus dem Bulbus arteriosus entstehen jederseits nur drei Arterienbögen. Ich schließe aus den von BOAS[1] an Triton taeniatus und anderen Urodelen angestellten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, dass auch hier der dritte Arterienbogen verloren geht. Aus dem ersten Arterienbogen (*I*) gehen die Carotis externa (*ce*) und interna (*ci*) hervor, die gleichen Verlauf wie die entsprechenden Gefäße von Triton zeigen. Aus dem zweiten Bogen (*II*) entspringt ein dünnes Gefäß, das sich an die Haut der Kehle begiebt. Der vierte Arterienbogen (*IV*) geht in die Arteria pulmonalis (*p*) über, ohne mit dem zweiten Bogen durch den Ductus Botalli verbunden zu sein; wenigstens habe ich eine solche Verbindung nie beobachtet. Die Lungenarterie ist trotz des Fehlens der Lunge nicht verkümmert, sondern als starkes Gefäß ausgebildet, das sich auf dem Magen in mehrere starke Zweige auflöst, die durch Verbindungsgefäße mit einander kommuniciren. Sie giebt drei bis vier Äste an den Ösophagus und ein schwaches Gefäß an die Haut ab. Gleich nach dem Austritt aus dem Bulbus entspringt aus dem vierten Arterienbogen ein Gefäß, das unterhalb des zweiten und ersten Bogens auf dem Pharynx nach vorn zieht und sich verästelt, die Arteria pharyngea (*ph*). Bei Salamandra und Triton konnte ich ein solches Gefäß nicht beobachten.

Wenn die Aortenwurzel (Taf. XLIII, Fig. 8 *aow*) die Dorsalseite des Ösophagus erreicht, entspringen aus ihr in kurzer Entfernung von einander die Arteria maxillaris externa (Fig. 8 *me*), die Arteria occipitalis (Fig. 8 *o*) und die Arteria vertebralis collateralis (Fig. 8 *vc*); die Arteria occipitalis ist hier also nicht wie bei Salamandra und Triton ein Ast der Arteria collateralis, sondern ein selbständiger Zweig der Aortenwurzel.

Die Arteria vertebralis collateralis (*vc*) von Spelerpes liegt im Gegensatz zu der von Salamandra und Triton, wo sie durch die Löcher der Querfortsätze hindurchzieht, im Rumpf oberhalb der Querfortsätze und ist desshalb verhältnismäßig leicht frei zu präpariren. Sie kommunicirt mit der Aorta durch Verbindungsgefäße, von denen

[1] BOAS, Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1882.

die zwei oder drei vorderen merkwürdigerweise von der Aorta aus nach vorn zu der Arteria collateralis verlaufen, wodurch der Eintritt von Aortenblut nothwendig erschwert werden muss; die weiter hinten folgenden verhalten sich wie die homologen Gefäße bei Salamandra und Triton.

Die Arteria cutanea magna (*cm*) ist ein sehr dünnes Gefäß und lässt sich von der Arteria subclavia (*sc*) nur eine kurze Strecke weit verfolgen.

Ein kurzes Stück hinter den Arteriae subclaviae entspringen aus der Aorta zwei ziemlich starke Arteriae gastricae anteriores (*ga*), die sich auf den dorsalen und seitlichen Wandungen des Ösophagus und Magens verzweigen und mit den Ästen der Arteria pulmonalis durch Verbindungsgefäße kommuniciren.

Das Blut des Schwanzes wird nicht von einer unpaaren Caudalvene zu den Nieren geleitet, sondern durch zwei Venen (*c*), die der Wirbelsäule lateral anliegen und zahlreiche Äste aus den Muskeln und der Haut des Schwanzes aufnehmen. Kurz vor dem Eintritt in die Nieren sind sie durch ein starkes Gefäß mit einander verbunden.

Die aus den Seitenästen der Venae iliacae (*ic'*) hervorgehende unpaare Vena abdominalis (*a*) nimmt nicht nur Blut aus der Kloake, dem Enddarm, der Blase und den Leibesdecken auf, sondern empfängt auch zahlreiche Gefäße aus der Haut des Bauches, die im hinteren Rumpftheil, wo die Vene den Bauchdecken anliegt, senkrecht zu ihr verlaufen, im vorderen aber zu einem größeren, in der Längsrichtung ziehenden Gefäße vereinigt sind, das an der Stelle in die Vena abdominalis einmündet, wo sie zur Leber aufsteigt. Um die Übersichtlichkeit nicht zu stören, konnte ich die vorderen Seitenzweige der Vena abdominalis in der Fig. 3 nicht zeichnen.

Die Lebervene (*le*) empfängt außer den Magenvenen ein Gefäß, das vom Ösophagus entspringt, da, wo sich die Zweige der Pulmonalarterie an ihm verästeln, die Vena oesophagea (*oe*).

Die Vena cutanea magna (*cm'*) verläuft längs der Wirbelsäule, hat also gleiche Lage wie die von Salamandra, entsteht aber erst wie die von Triton im Rumpf vor dem Beckengürtel. Ihre Rami intercostales sind kürzer wie die von Salamandra und nehmen nur Blut aus der Haut der Seitenwandungen auf, während das Blut der Bauchhaut durch die Seitenzweige der Abdominalvene fortgeführt wird. Die Hautvene wendet sich wie bei Salamandra am fünften Wirbel im Bogen zu der vorderen Extremität, nimmt aber hier nicht die Vena subclavia auf, sondern nur ein kleines Gefäß, das aus den

Muskeln des Schultergürtels kommt. Die Vena cutanea parva (*cp*) empfängt sie noch ein beträchtliches Stück vor dem Eintritt in den Ductus.

Die Vena subclavia (*sc'*) bleibt selbständig bis zum Eintritt in den Ductus Cuvieri; sie nimmt nur ein kleines Gefäß aus den Nackenmuskeln auf.

Die Vena jugularis interna (Taf. XLIII, Fig. 8 *ii*) und externa (Fig. 8 *ie*) zeigen mit ihren Seitenästen gleichen Verlauf, wie bei Triton; es fehlt nur der aus den Muskeln kommende Seitenast der Vena lingualis.

Die Vena pulmonalis ist nicht vorhanden.

Vergleichen wir diese Resultate meiner makroskopischen Untersuchungen mit den Ergebnissen der Arbeiten anderer Forscher, so wird es sich hauptsächlich um Salamandra maculata und Triton taeniatus handeln, da über das Blutgefäßsystem von Spelerpes fuscus noch nichts veröffentlicht ist.

Die Arbeiten von Boas[1] und Brücke[2] beschäftigen sich nur mit den Arterienbögen. Boas' Beobachtung, dass bei Salamandra gewöhnlich vier, bei Triton drei Arterienbögen aus dem Bulbus arteriosus hervorgehen, konnte ich bestätigen. Das von Brücke bei Salamandra entdeckte kleine Hautgefäß, das aus dem zweiten Bogen entspringt, konnte ich bei dem gleichen Objekt und bei Spelerpes stets nachweisen, dagegen scheint es bei Triton nur gelegentlich vorzukommen. Dass aus dem Ductus Botalli bei Salamandra jederseits ein sich sofort verästelndes zartes Gefäß seinen Ursprung nimmt, welches sich zur Haut und zur Ohrdrüse des Thieres begiebt, konnte ich nur zuweilen beobachten.

Nur spärliche Angaben über das Blutgefäßsystem sind im Text der Arbeit von Rusconi[3] enthalten; in seinen Figuren erkenne ich vor Allem eine zahlreiche Seitenzweige abgebende Arteria cutanea magna.

Bei Wiedersheim[4] findet sich ein Schema vom Arteriensystem

---

[1] Boas, Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. VII. 1882.

[2] Brücke, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Gefäßsystems bei Amphibien. Denkschr. der kaiserl. Akad. der Wissensch. zu Wien. Bd. III.

[3] Rusconi, Histoire naturelle de la salamandre terrestre. Pavia 1854.

[4] Wiedersheim, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1888. 2. Aufl.

von Salamandra, worin aber fast nur die von der Aorta ausgehenden und für die Eingeweide bestimmten Gefäße berücksichtigt sind; eine Arteria vertebralis ist nicht gezeichnet.

HOFFMANN schildert in »BRONN's Klassen und Ordnungen der Amphibien« den Arterienverlauf im Anschluss an die Arbeit HYRTL's[1] und beschreibt die Arteria vertebralis collateralis, ohne aber ihre Seitenzweige zu erwähnen. Sonst beschäftigt er sich hauptächlich mit dem Verlauf der Arterien in den Extremitäten.

Über das Blutgefäßsystem des Triton hoffte ich in einer von HOFFMANN (BRONN's Klassen und Ordnungen der Amphibien, p. 475) citirten Arbeit von H. MILNE EDWARDS, »De l'appareil circulatoire du Triton (Ann. des scienc. nat. 3. Serie. Zool. Taf. VIII. 1847) Näheres zu erfahren, musste aber leider konstatiren, dass es sich in dieser Arbeit nicht um den Molch, sondern um die Schnecke Triton (!) handelt.

Durch HYRTL's[1] vorzügliche Arbeit erfahren wir für Cryptobranchus Näheres über den Verlauf sowohl der Arteria vertebralis collateralis als auch der beiden anderen aus der Aortenwurzel entstehenden Gefäße. Es ist die einzige Arbeit, in der ich über diese Gefäße ausführlich berichtet gefunden habe. Er sagt darüber ungefähr Folgendes: »Von den beiden Zweigen, die gleich nach der Vereinigung der beiden Arterienbögen aus der Aortenwurzel hervorgehen, erstreckt sich der vordere theils oberhalb des letzten Endes des Hyoidknochens nach abwärts und vorn, theils wendet er sich zum Kieferwinkel und tritt von da in den Mundboden ein. Der innere Zweig, der von bedeutenderer Stärke ist, eilt nach innen und vorn, berührt die Basis des Schädels, das membranöse Dach des Mundes und die ihm aufliegenden Muskeln, versieht mit einem kleinen Ast den Augapfel und verzweigt sich, nachdem er in die Schädelhöhle eingetreten, im Gehirn.« Wir haben gesehen, dass die von HYRTL bei Cryptobranchus japonicus beschriebenen Gefäße auch den von uns untersuchten Formen nicht fehlen, bei Spelerpes sogar genau in der gleichen Weise verlaufen.

Über die Seitenzweige der Arteria vertebralis collateralis und namentlich über die Verästelung ihrer letzten Ausläufer in der Haut habe ich für Urodelen nirgends etwas erwähnt gefunden. An Rana hat ECKER[2] diese Seitenzweige und ihre Verästelung beobachtet.

Mit dem Venensystem der Urodelen beschäftigen sich die schon

[1] HYRTL, Cryptobranchus japonicus. Schediasma anatomicum. Wien 1865.
[2] ECKER, Die Anatomie des Frosches. Abth. 2. Freiburg 1881.

genannten Arbeiten von HYRTL und RUSCONI und eine neuere von HOCHSTETTER[1]. HYRTL behandelt in seinem Cryptobranchus japonicus nur die Vena portarum und die Abdominalvene genauer, RUSCONI beschäftigt sich im Text nur sehr flüchtig mit den Venen, und in seinen Figuren sind nur die Venen der Leibeshöhle berücksichtigt, und HOCHSTETTER verfolgt hauptsächlich die Entwicklung der Cardinalvenen.

Bei STANNIUS[2] und in BRONN's »Klassen und Ordnungen, Amphibien« ist das Venensystem der Urodelen sehr kurz behandelt. WIEDERSHEIM, der wieder ein Schema des Venenverlaufs von Salamandra bietet, hat in dieser Abbildung nur die Resultate von HYRTL, HOCHSTETTER und RUSCONI verarbeitet. Von einer Vena cutanea magna ist nirgends die Rede, ein Umstand, der bei der Größe dieses Gefäßes auffallend genannt werden muss. Eben so habe ich die Vena oesophagea an keiner Stelle erwähnt gefunden; auch mit dem Verlauf der Vena jugularis interna hat man sich anscheinend nicht beschäftigt.

Von besonderem Interesse erscheint das völlige Fehlen einer Vena pulmonalis bei Spelerpes. Anfänglich wollte es mir gar nicht einleuchten, dass dieses Gefäß gänzlich verschwunden sein sollte, da doch die Lungenarterie kräftig entwickelt ist. Als ich aber trotz der genauesten Untersuchung ein solches Gefäß nicht entdecken konnte, musste ich wohl an ein Fehlen desselben glauben. Mit diesem negativen Befund stehen nun aber auch die Resultate einer Untersuchung des Herzens der lungenlosen Salamander in schönster Übereinstimmung. G. S. HOPKINS[3] hat sieben Species von amerikanischen lungenlosen Salamandern untersucht und festgestellt, dass in den Atrien die Öffnung der Pulmonalvene gänzlich fehlt, und dass der Sinus venosus in den linken Vorhof mündet, während bei Lungen-Salamandern der Sinus in den rechten Vorhof und die Lungenvene in den linken eintritt. Außerdem ist bei den lungenlosen Formen die Vorhofsscheidewand von einer so großen Öffnung durchbohrt, dass von einer Trennung beider Vorhöfe im physiologischen Sinne nicht die Rede sein kann.

---

[1] HOCHSTETTER, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Venensystems der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XIII.

[2] STANNIUS, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Berlin 1846.

[3] G. S. HOPKINS, The heart of some lungless Salamanders. Amer. Naturalist. Vol. XXX. p. 829.

Durch die makroskopischen Untersuchungen sind also vor Allem folgende Thatsachen festgestellt. Aus der Aortenwurzel entspringt an der Stelle, wo sie die Dorsalseite des Ösophagus erreicht, bei unseren drei Urodelen ein Gefäß, die Arteria maxillaris externa (Fig. 8, 9, 10 *me*), das sich auf dem Ober- und Unterkiefer verästelt. In kurzer Entfernung von ihm entsteht ein zweites Gefäß, die Arteria occipitalis (Fig. 8, 9, 10 *o*), entweder direkt aus der Aortenwurzel (Spelerpes) oder aus der Arteria vertebralis collateralis (Salamandra, Triton); diese breitet sich in dem Gewebe des Gaumens aus und dringt mit einem Aste auch in das Auge ein. Die Arteria vertebralis collateralis (Fig. 1, 2, 3, 8, 9, 10 *vc*), die mit der Aorta durch Verbindungsgefäße kommunicirt, giebt im Rumpftheil an jedem Wirbel einen Ramus dorsalis und einen Ramus costalis ab, deren letzte Ausläufer sich auf der Haut ausbreiten. Die Arteria cutanea magna (Fig. 1, 2, 3 *cm*) ist bei Salamandra ein ziemlich starkes Gefäß mit zahlreichen Seitenzweigen, bei Triton ist sie bedeutend schwächer und hat nur wenige Seitenäste, bei Spelerpes kann man sie von der Arteria subclavia aus nur eine kurze Strecke weit verfolgen. Die Arteria pulmonalis giebt vor ihrem Eintritt in die Lunge einen Zweig an die Haut und bei Salamandra mehrere, bei Triton ein bis zwei Seitenäste an den Ösophagus ab und durchzieht dann die Lunge in ziemlich geradem Verlauf, nach beiden Seiten zahlreiche Äste sendend. Bei Spelerpes ist die Pulmonalarterie trotz des Fehlens der Lunge nicht verkümmert, sondern sie ist ein kräftiges Gefäß, das wie bei Salamandra und Triton Äste an den Ösophagus und die Haut schickt, das sich dann aber auf dem Magen in mehrere Zweige auflöst. Sie kommunicirt auf der Oberfläche des Magens durch Verbindungsgefäße mit der Arteria gastrica anterior.

Im Rumpfe unserer drei Urodelen verläuft auf der Haut die starke Vena cutanea magna, die von beiden Seiten zahlreiche Zweige aufnimmt und vor ihrem Eintritt in den Ductus Cuvieri durch die Vena cutanea parva verstärkt wird. Bei Salamandra und Triton empfängt sie aus der vorderen Extremität die Vena subclavia, die bei Spelerpes direkt in den Ductus einmündet. Das Blut wird aus dem Ösophagus durch die Vena pharyngea fortgeführt, bei Spelerpes außerdem noch durch die Vena oesophagea. Bei Spelerpes sind zwei Venae caudales vorhanden; die Vena pulmonalis fehlt ihm.

Es ergeben sich also im Verlauf der größeren Gefäße Unterschiede zwischen den Lungen-Salamandern Triton taeniatus und Salamandra maculata einerseits und dem lungenlosen Spelerpes fuscus

andererseits hauptsächlich in der Ausbildung der Lungengefäße. Die Arteria pulmonalis hat beim Spelerpes eine andere Aufgabe übernommen; da sie nicht mehr Blut in die Lunge führen kann, damit es O aufnehme und CO^2 abgebe, so versorgt sie damit den Magen, der es zur Ernährung gebraucht und nicht zur Athmung, wie wir später sehen werden. Die Vena pulmonalis ist rückgebildet, da das unbrauchbar gewordene Blut aus dem Magen durch die Magenvenen fortgeführt werden kann; aus dem Ösophagus leitet die Vena oesophagea das Blut zur Lebervene. Weitere Unterschiede haben wir kennen gelernt in dem Vorhandensein einer Arteria pharyngea bei Spelerpes, in dem paarigen Auftreten der Vena caudalis, in der direkten Einmündung der Vena subclavia in den Ductus Cuvieri und in der überaus schwachen Entwicklung der Arteria cutanea magna und der damit in Korrelation stehenden kräftigen Ausbildung der Costaläste der Arteria vertebralis collateralis.

Wir gelangen jetzt dazu, das Verhalten derjenigen Kapillaren zu untersuchen, die der atmosphärischen Luft zugänglich sind. Da kommen zuerst die der Haut in Betracht. An gut injicirten Exemplaren von Salamandra, Triton und Spelerpes sieht man ein engmaschiges Kapillarnetz sich über den ganzen Körper ausbreiten. Es beginnt in der äußersten Spitze des Schwanzes, dringt bis in die Zehen vor, umfasst Bauch- und Rückenseite und ist auf dem Nacken und der Kehle zu finden. An Schnitten durch die Haut sieht man, dass die Kapillaren dicht unter der Epidermis liegen und von Pigment umhüllt sind. Sie umfassen die Ausführgänge der reichlich in der Haut vorhandenen Drüsen; bei Totalpräparaten sieht man in Folge dessen innerhalb einer Masche immer eine Drüsenöffnung. Von Kommunikationsröhren, wie sie die Gebrüder SARASIN[1] für Ichthyophis beschrieben haben, konnte ich nichts entdecken. Das Material ist für die Entscheidung dieser Frage aber auch nicht geeignet, da das Epithel sehr dünn ist.

Die Weite der Kapillaren ist bei den drei Species verschieden. Ich maß bei Salamandra einen Durchmesser von 7—12 μ, bei Triton einen solchen von 12—16, während ich bei Spelerpes 24—30 μ feststellen konnte. Ich habe diese Resultate auf Taf. XLIII in Fig. 4, 5 und 6 durch die genaue Wiedergabe dreier Präparate mittels Prisma

[1] Dr. PAUL und Dr. FRITZ SARASIN, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. 1887—1893. Die letzten Endigungen der Blutkapillaren in den Intercellularräumen der Epidermis.

und mit der gleichen Vergrößerung zur Darstellung gebracht und kann nur noch bemerken, dass ich Individuen zur Vergleichung gewählt habe, bei denen die Injektion in gleicher Weise gut gelungen war.

Eine weitere Frage war die, ob nicht vielleicht irgend welche Theile des Darmtractus der Athmung dienen könnten. An Serienquerschnitten durch den Ösophagus erkennt man, dass die subepitheliale Lage desselben reichlich von Kapillaren durchsetzt ist, dass aber diese Kapillaren bei Salamandra und Spelerpes auch zwischen das Epithel eindringen, während dies bei Triton nicht der Fall ist. Dass das Eindringen der Kapillaren ins Epithel nicht eine Täuschung ist, indem Bindegewebe mit Blutgefäßen durch Faltung zwischen die Epithelzellen gerathen ist, sieht man besonders deutlich an Längsschnitten, wo sich das Epithel häufig auf weite Strecken abgehoben hat. Auch hier liegen die Kapillaren zwischen den Epithelzellen. Die Figuren 11, 12 und 13 auf Taf. XLIII zeigen diese Verhältnisse. Besonders zahlreich sieht man Blutkapillaren zwischen Epithelzellen bei Salamandra in der Gegend der Glottis und bei Spelerpes nicht weit vor dem Magen an einem Vorsprung, der vielleicht den letzten Rest einer früher vorhandenen Glottis darstellt.

Im Magen und Darm reichen die Kapillaren nur bis an das Epithel heran, dringen aber nicht zwischen die Zellen ein. Ihr Antheil an der Athmung wird also mindestens bei Weitem geringer sein, als im Ösophagus, wenn überhaupt noch sauerstoffreiche Luft bis hierher dringt.

Als meine Untersuchungen so weit gelangt waren, erschien eine Arbeit von MAURER[1] über das Eindringen von Blutgefäßen in das Epithel der Mundschleimhaut bei Amphibien. Er konstatirt die Thatsache, »dass in der subepithelialen Lage nicht das letzte oberflächlichste Kapillarnetz sich findet, sondern dass von diesem ausgehend Kapillaren auch in das Epithel eintreten, indem sie sich nicht nur zwischen die Zellen der basalen Lage, sondern noch weiter bis zwischen die Elemente der mittleren Epithellage fortsetzen, so dass sie die Becherzellen zum Theil umspülen und bis an die basale Fläche der oberflächlichen Flimmerzellen verfolgbar sind«. Bei Salamandra und Triton alpestris findet er, dass die Kapillaren stets über der basalen Zellenlage enden und nicht wie bei Rana bis in die mittleren Zellenlagen vordringen. Ich kann die Resultate für

[1] MAURER, Blutgefäße im Epithel. Morph. Jahrb. Bd. XXV. 1897.

Salamandra bestätigen und für Triton taeniatus ein gleiches Verhalten, wie Maurer für Triton alpestris, feststellen. Wie verhalten sich nun die Kapillaren in der Mundhöhle von Spelerpes?

Um Übersichtsbilder zu bekommen, wurden die Ober- und Unterkiefer von Salamandra, Triton und Spelerpes entwässert, in Xylol aufgehellt und in Kanadabalsam eingeschlossen. Es zeigte sich sowohl im Gaumen als auch im Mundboden bei allen dreien ein reiches Kapillarnetz, dessen Maschen ungefähr die gleiche Weite wie die des Hautkapillarnetzes hatten (Taf. XLIII, Figg. 4, 5, 6 und Figg. 14, 15). Beim Vergleich der Figg. 15 und 5, die Theile aus dem Kapillarnetz des Mundes und der Haut von Triton taeniatus darstellen, fällt nun auf, dass der Durchmesser der Mundkapillaren auf Fig. 15 bei Weitem geringer ist wie der der Hautkapillaren auf Fig. 5, trotzdem die Figuren bei gleicher Vergrößerung mit Hilfe des Prismas gezeichnet sind. Ich glaube aber nicht, dass dies thatsächlich der Fall ist, schreibe diesen Unterschied vielmehr dem Umstande zu, dass das Mundkapillarenpräparat von einem mit Zinnober injicirten Thiere stammte, während das Hautkapillarenpräparat einem Thiere entnommen war, bei dem die Injektion mit Berliner Blau ausgeführt war. Da nun Berliner Blau die Gefäße bei Weitem praller füllt als Zinnober, so ist eine Differenz natürlich.

Bei Spelerpes zeigen die Kapillaren der Mundschleimhaut ganz eigenartige Verhältnisse. Schon mit guter Lupe erkennt man, dass sie nicht glatte Gefäße sind, sondern in ihrer ganzen Ausdehnung ein fast traubenförmiges Aussehen zeigen, an manchen Stellen so deutlich, dass man einen gemeinsamen Stiel und daran sitzende Beeren unterscheiden kann (Taf. XLIII, Fig. 14). Es erschien mir diese Ausbildung der Kapillaren zuerst so wunderbar, dass ich sie für krankhaft hielt; neue Präparate zeigten mir aber dieselben Bilder.

Auf Schnitten durch den ganzen Kopf lässt sich die Lage der Kapillaren erkennen. Wir finden ein mehrschichtiges Epithel; die Zellen der unteren und mittleren Lage zeigen unregelmäßig kubische Form, die Zellen der äußersten Schicht sind von cylinderförmiger Gestalt. Zwischen den Epithelzellen der mittleren und oberen Lage erstrecken sich Becherzellen. Die Kapillaren breiten sich nun zwischen den Zellen der basalen Lage aus und treiben Ausstülpungen zwischen die mittleren Zelllagen hinein, die häufig bis an die oberste Schicht heranreichen (Taf. XLIII, Fig. 7 *a* und *b*).

Jetzt erkenne ich auch auf der damals schon fertiggestellten Zeichnung eines Querschnittes durch den Ösophagus, dass hier ähn-

liche Verhältnisse vorliegen müssen. Mir war bei der Untersuchung des Ösophagus schon die eigenthümliche Form mancher Kapillaren aufgefallen; ich hatte derselben aber nicht weiter nachgeforscht, weil ich sie durch schlechte Injektion und ungünstige Schnittrichtung hervorgerufen glaubte. Nur in dem Bestreben, naturgetreue Bilder wiederzugeben, hatte ich genau das mikroskopische Bild mit Hilfe des Prismas gezeichnet und so auch das für ungünstig gehaltene Bild der Kapillare am Grund der Zotte (Fig. 13) mit auf die Zeichnung bekommen. Beim Vergleich der mikroskopischen Serienschnitte mit neu hergestellten Aufhellungspräparaten konnte ich jetzt mit Sicherheit konstatiren, dass im Ösophagus ähnliche Verhältnisse vorliegen wie in der Mundschleimhaut, nur dass eine so deutliche Trennung der Divertikel von den Kapillaren nicht vorhanden ist.

Eine Zeit lang hatte ich gemeint, in dieser Oberflächenvermehrung ein dem lungenlosen Spelerpes eigenthümliches Verhalten gefunden zu haben, aber das war eine Täuschung. Bei genauer Durchsicht aller einschlägigen Litteratur stieß ich auf eine alte Arbeit von Langer[1], in der ebenfalls Divertikelbildung der Kapillaren für Mundhöhle und Ösophagus des Frosches angegeben wird. Er sagt darüber: »Das Eigenthümlichste an allen den Kapillaren der Schleimhaut des Mundes und des Schlundes (mit Ausnahme jener der Zunge) bis hart an den Mageneingang heran, besteht darin, dass sämmtliche mit knotigen Anhängen versehen sind. Als ich diese Eigenthümlichkeit das erste Mal sah, glaubte ich es mit engen und kurzen Verschlingungen der Röhrchen zu thun zu haben, wofür schon der wellenförmige Verlauf der Kapillaren zu sprechen schien. Bei näherer Untersuchung aber zeigte es sich, dass diese Knötchen Ausbuchtungen der Kapillargefäßwand, wahre Divertikel sind.« Über das Verhältnis der Kapillaren zum Epithel sagt er nichts, und ist auch nichts aus seinen Figuren zu ersehen; aber da er erwähnt, dass das Kapillarnetz sehr hoch liegt, kann man wohl schließen, dass die traubigen Anhänge weit ins Epithel heraufragen und dass sie es sind, die Maurer[2] bei seiner Untersuchung erwähnt und abbildet, ohne den seit 30 Jahren bekannten Bau der Kapillaren von Neuem zu erschließen.

---

[1] Langer, Über das Lymphgefäßsystem des Frosches. Sitzungsberichte der math.-naturw. Klasse der kaiserl. Akad. der Wissenschaften. Bd. LV. 1. Abth. 1867.

[2] Maurer, Blutgefäße im Epithel. Morph. Jahrb. Bd. XXV. 1897.

Es fragt sich jetzt, welche Schlüsse wir aus den Ergebnissen der morphologischen Untersuchungen auf den Ort, wo Athmung stattfindet, ziehen können. — Schon am Anfang dieses Jahrhunderts stellte man beim Frosch fest, dass dieser außer durch die Lungen auch noch durch die Haut athmet. W. F. EDWARDS[1] stellte im December 1818 Versuche an und konstatirte, dass der Lungen beraubte Frösche noch bis zu 40 Tagen lebten.

PAUL BERT[2] kommt zu ähnlichen Resultaten bei einem Axolotl, dessen Lungen und Kiemen er entfernt hatte. Beide schließen daraus auf die große Wichtigkeit der Hautathmung.

DISSARD[3] kommt auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Schluss, dass die Ausscheidung von CO^2 durch die Lunge sowohl in trockner wie in feuchter Luft größer ist als durch die Haut, dass beim Fehlen der Lungen die Hautathmung in feuchter Luft bedeutender ist, als in trockner. Hautathmung allein hatte im Wasser den Tod des Thieres nach sieben Tagen, in der Luft nach neunzehn Stunden herbeigeführt.

BERNARD[4] hatte die Resultate seiner Arbeit in dem Satze zusammengefasst: »Les grenouilles respirent au moins autant par la peau que par les poumons.«

Gegen Letzteren hauptsächlich wendet sich MARCACCI[5]. Er hält die CO^2-Bestimmung BERNARD's nicht für einwandsfrei, da nach seiner Ansicht die Ausscheidung der Kohlensäure nicht die Aufnahme von Sauerstoff erfordert. Außerdem behauptet er, dass zur Lungen- und Hautathmung noch die Mundhöhlenathmung hinzukommt. Er schließt dies aus der lebhaften Bewegung der Kehlhaut, dem »di và e viene«, die dazu dienen soll, die Luft in der Mundhöhle zu erneuern. Die Versuche, durch Exstirpation der Lungen die Hautathmung zu bestimmen, sind nicht maßgebend gewesen, weil es sich hierbei nicht um die Bestimmung der Hautathmung allein, sondern um die der Haut- + Buccopharyngeal-Athmung gehandelt hat.

---

[1] W. F. EDWARDS, De l'influence des Agens physiques sur la vie. IV. — Influence de la respiration cutanée. p. 67. Paris 1824.

[2] PAUL BERT, Ablation chez un Axolotl des branchies et des poumons. Compt. Rend. Soc. Biol. 4 sér. Vol. V. 1868. — Compt. Rend. p. 21—22. 1869. Leçons sur la physiologie comparée de la respiration. p. 244. 1870.

[3] DISSARD, Influence du milieu sur la respiration chez la grenouille. Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. Vol. CXVI.

[4] BERNARD, Leçons sur les Anesthesiques et sur l'Asphyxie.

[5] A. MARCACCI, L'asfissia negli animali a sangue freddo. Atti Soc. toscana. Sc. nat. Memorie. Vol. XIII. 1894.

Er findet, wenn er die Mund- und Lungenathmung der Frösche durch Zubinden des Mundes und Verstopfen der Nasenlöcher verhindert, dass die Frösche nur noch wenige Stunden leben, ob ihnen die Lungen exstirpirt sind oder nicht. Auf andere Weise sucht er die Mund- und Lungenathmung zu verhindern, indem er ein Stückchen Holz von der Form des Mundbodens dadurch an der Kehle befestigt, dass er drei Fäden hindurchzieht und damit die Kiefer zusammennäht, und außerdem die Nasenlöcher verstopft. Es ist mit diesem Apparat auch die Kehlbewegung unmöglich gemacht. So eingepackte Thiere starben nach 9—22 Stunden; in ihrem Herzen fand sich schwarzes Blut. — Trotz seines Einwandes gegen die Versuche BERNARD's, aus der CO^2-Abscheidung auf die Bedeutung der Athmung zu schließen, macht er ein ähnliches Experiment. Er sucht die CO^2-Abscheidung des Frosches an der Gewichtszunahme von pulverisirtem »Calce sodata« zu bestimmen; er führt zwei Versuche aus. Im ersten beträgt die Gewichtszunahme des »Calce sodata«, auf 100 g des Thiergewichts ausgerechnet und als Zeitdauer 24 Stunden genommen, 5,579 g beim Frosch, dem die Lungen entfernt sind, und 5,293 g, dem außerdem durch oben beschriebenen Apparat die Mundathmung unmöglich gemacht ist (Differenz gleich 0,286); beim zweiten Versuch ergeben sich unter den gleichen Bedingungen 1,275 g und 0,866 g (Differenz gleich 0,409). Aus diesen geringen Differenzen glaubt er schließen zu können, dass die Mundhöhle große Bedeutung für die Abscheidung der Kohlensäure hat. »La diminuzione di g 0,286 di CO^2 nella prima esperienza, e di g 0,409 nella seconda dimostrano che quello che io chiamo vestibolo respiratorio ha una notevole importanze forse nello assorbimento dell' ossigeno, certo nella emissione dell' anidride carbonica.«

Auf die ersten Versuche MARCACCI's geht CAMERANO[1] ein. Er glaubt für seine Zwecke Spelerpes fuscus und Salamandrina perspicillata außerordentlich geeignet, da man bei diesen lungenlosen Salamandern die Lungenthätigkeit nicht durch operative Eingriffe aufzuheben braucht. Er verhindert die Mundhöhlenathmung durch den oben beschriebenen Apparat MARCACCI's und verstopft die Nasenlöcher mit Vaseline. Der Tod tritt bei Salamandrina nach ungefähr 20 Stunden, bei Spelerpes nach ungefähr 16 ein. — Eine Salamandrine in Wasser gesetzt und verhindert an die Oberfläche zu kommen, lebte

[1] CAMERANO, Ricerche anatomo-fisiologiche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni. Atti della R. Accad. delle Scienze di Torino. Vol. XXIX. 1894.

bei 15° noch 40 Stunden. Bei einer Steigerung der Temperatur von 17 auf 27° trat der Tod nach 14 Stunden ein. Nach MARCACCI's Manier eingepackt und in Wasser gesetzt, lebte eine Salamandrine bei 15° 29 Stunden, eine andere bei 22° 9 Stunden. Aus diesen Versuchen schließt CAMERANO, dass die Hautathmung weder in der freien Luft noch im Wasser die Athmung durch Mund und Pharynx zu ersetzen im Stande ist, dass also die Lungenathmung bei Spelerpes und Salamandrina in der Athmung durch die Mundhöhle und den Pharynx, mit Unterstützung der unwesentlichen Hautathmung ihren Ersatz gefunden hat. »Dagli esperimenti sopra riferiti si può conchiudere che nella Salamandrina perspicillata e nello Spelerpes fuscus la respirazione polmonare viene sostituita dalla respirazione della cavita boccofaringea, risultando essere di nessun aiuto efficace la respirazione cutanea.«

Die vor der Arbeit von MARCACCI citirten Versuche können für eine Bestimmung der Hautathmung nicht in Betracht kommen, da bei ihnen ja die Buccopharyngealathmung nicht mit in Rechnung gezogen ist. Die Bestimmung der Kohlensäureabsonderung von MARCACCI ist nicht einwandsfrei, denn aus zwei Versuchen, die außerdem eine so überaus große Differenz zeigen (Abscheidung von CO^2 in 24 Stunden [auf 100 g berechnet]), wenn Lungen- und Mundhöhlenathmung unmöglich gemacht sind (einmal gleich 5,293, das andere Mal gleich 0,866 g), beweiskräftige Schlüsse ziehen zu wollen, ist doch wohl nicht gut möglich. Dann zeigt vor Allem der erste Versuch das Gegentheil von dem, was MARCACCI beweisen will, dass nämlich die Hautathmung bei Weitem kräftiger ist als die Buccopharyngealathmung, wenn man das aus der Kohlensäureabsonderung schließen darf, und ich glaube, das kann man. Die CO^2-Abscheidung stellt sich nämlich für die Haut auf 5,293 g, für die Mundhöhle und den Pharynx aber nur auf 0,286 g (5,579—5,293).

Aus den anderen Versuchen von MARCACCI und auch aus denen von CAMERANO scheint mir nicht mit Nothwendigkeit hervorzugehen, dass die Buccopharyngealathmung so bedeutend, und die Hautathmung unwesentlich ist. Dazu gehört der Gegenbeweis. Das ist der Einwand gegen die Resultate der beiden Autoren, dass aus dem baldigen Eintreten des Todes bei Verhinderung der Lungen- und Mund- und Ösophagusathmung auf die geringe Wichtigkeit der Hautathmung geschlossen wird. Wie würden die Versuche ausgefallen sein, wenn man die Hautathmung verhindert hätte? Wahrscheinlich würde der Tod auch sehr bald eingetreten sein.

Ich bin übrigens der Meinung, dass durch die angeführten Versuche nie ein sicheres Resultat erzielt werden kann. Es sind dabei immer Eingriffe in die Lebensthätigkeit des Thieres nöthig. Auch das Eintauchen in Wasser, das Zunähen des Mundes wird das Thier in Aufregung versetzen, der Stoffwechsel wird beschleunigt und es wird bald Athemnoth eintreten, wenn dem Thiere das eine oder andere Organ zum Athmen nicht zur Verfügung steht. Eben so führt das Ausschließen der Hautathmung durch Überziehen mit Lack oder Gummi arabicum, durch Eintauchen in Öl Störungen der normalen Lebensthätigkeit herbei. Ich bin darin der Ansicht KLUG's[1], der behauptet, dass man nur zu sicheren Ergebnissen kommen könne, wenn man das Verhältnis beider Athmungsweisen zugleich bestimme. Um dies zu können, hatte er folgenden Apparat konstruirt. In ein durch eine Kautschukplatte verschlossenes Gefäß wird ein Frosch so eingespannt, dass der Körper sich im Inneren befindet, der Kopf nach außen sieht. Dieser Behälter wird in einen größeren, ebenfalls verschlossenen gestellt. Es wird auf diese Weise bewirkt, dass die aus dem Mund ausgeathmete Kohlensäure in das größere Gefäß, die durch die Haut ausgeathmete in das kleinere Gefäß gelangt. Jetzt wird zu beiden Gefäßen durch Baryumhydroxyd von CO^2 befreite Luft zugeführt und an anderer Stelle wieder abgeleitet und wieder durch Barytwasser gebracht. Aus dem Niederschlag bestimmte er dann das Verhältnis von Lungen- (richtiger Lungen + Mund- und Ösophagusathmung) und Hautathmung als ungefähr 1 : 3.

Ich hatte die Absicht, mir den KLUG'schen Apparat zu konstruiren und damit das Verhältnis von Haut- und Boccopharyngealathmung beim Spelerpes zu bestimmen. Aber die Erfahrungen, die ich gelegentlich eines Vorversuchs machte, brachten mich von diesem Vorhaben wieder zurück. Bei diesem Vorversuch hatte ich einen Spelerpes so in ein durch eine Kautschukplatte verschlossenes Gefäß eingespannt, dass der Körper sich im Inneren befand, der Kopf nach außen sah; auf dem Grunde des Gefäßes befand sich Barytwasser. Ich ließ den Apparat einen Tag in der Feuchtkammer stehen und fand, dass sich ein ziemlich beträchtlicher Niederschlag gebildet hatte. Dann wiederholte ich das Experiment in umgekehrter Weise, dass der Kopf sich innerhalb des Gefäßes befand. Der Niederschlag war unbedeutend, vielleicht hauptsächlich durch das CO^2 der im

[1] FERD. KLUG, Über die Hautathmung des Frosches. Archiv für Anatomie und Physiologie. Physiologische Abtheilung. 1884.

Gefäß befindlichen Luft verursacht. Ich lege diesem Versuch durchaus keinen Werth bei, sondern erwähne ihn nur, weil ich dabei bemerkte, dass die Kehlbewegung des Spelerpes nach der Einspannung aufhörte, jedenfalls durch die umgebende Kautschukplatte verhindert wurde. Da nach Marcacci die Bewegung des Mundbodens für die Erneuerung der Luft in der Mundhöhle sehr wesentlich ist, ist hier also die Mundathmung sehr beschränkt, wenn nicht unmöglich gemacht worden. Da bei den Versuchen von Klug doch jedenfalls dieselbe Erscheinung eingetreten ist, sind auch seine Resultate unsicher.

Da mir alle die physiologischen Versuchsanordnungen nicht genügende Sicherheit boten, mein Material an Spelerpes außerdem erschöpft war, glaubte ich auf die physiologische Lösung der Frage nach der Bedeutung der verschiedenen Athmungsweisen verzichten zu müssen. Ich will mich damit begnügen, Schlüsse aus meinen morphologischen Untersuchungen zu ziehen.

Es ergiebt sich auf Grund der Vertheilung und Ausbildung der Kapillaren, dass bei Salamandra maculata Athmung möglich ist in der Lunge, im Ösophagus, in der Mundhöhle und durch die Haut, und dass beim Triton taeniatus die Athmung im Ösophagus fehlt oder wenigstens unwesentlich ist.

Der Durchmesser der Hautkapillaren bei Triton ist nun bedeutend größer (12—16 μ) wie bei Salamandra (7—12 μ). Es ist jetzt die Frage, ob die größere Weite der Hautkapillaren für die Athmung günstig ist. Wenn die Größe der Blutkörperchen ungefähr die gleiche ist, ist eine schnellere Cirkulation und damit ein schnellerer Wechsel von sauerstoffarmem und sauerstoffreichem Blut möglich. Ob aber ein kürzerer Aufenthalt in den der Luft ausgesetzten Kapillaren genügt, um alle schädliche Kohlensäure abzugeben und Sauerstoff dafür einzutauschen, ist nicht zu entscheiden. Eins ist aber sicher: Eine größere Weite der Kapillaren bei ungefähr gleicher Weite der Maschen des Hautkapillarnetzes führt eine Oberflächenvermehrung herbei. Diese würde allerdings besser bewirkt werden durch größere Enge der Maschen; eine solche ist aber wegen der unter der Epidermis liegenden Drüsen unmöglich.

Dem Spelerpes fuscus fehlt die Lungenathmung. Dafür besitzt er sehr weite Hautkapillaren (24—30 μ), die den doppelten Durchmesser der Hautkapillaren von Triton haben. Außerdem besitzen die Kapillaren der Mundhöhle und des Ösophagus zahlreiche Ausstülpungen, die sich im mehrschichtigen Epithel der Mundhöhle bis

an die oberste Schicht erstrecken. Diese Divertikelbildung führt einerseits eine starke Oberflächenvermehrung herbei, andererseits verringert sie den Zwischenraum zwischen Kapillaren und atmosphärischer Luft. Dieser Grund wird nicht etwa hinfällig dadurch, dass auch die Kapillaren des Mundes und des Ösophagus bei dem mit kräftigen Lungen ausgerüsteten Frosch Ausstülpungen getrieben haben; der lebhafte Frosch hat eben ein viel größeres Sauerstoffbedürfnis als die trägen Urodelen. Das Fehlen der Ösophagusathmung und die kräftigere Ausbildung der Hautkapillaren beim Triton kann man vielleicht durch den langen Aufenthalt im Wasser erklären, wo ja nach den Untersuchungen von Dissard die Hautathmung bedeutender ist als in der Luft; dasselbe geht auch aus den Versuchen Camerano's hervor.

Camerano behauptet nun, dass beim Spelerpes die Buccopharyngealathmung die Lungenathmung ersetzt, und dass die Hautathmung unwesentlich ist. Das ist nach den Ergebnissen meiner morphologischen Untersuchungen unwahrscheinlich. Das Kapillarnetz der Haut breitet sich über den ganzen Körper aus und lässt weder die Fußspitzen noch irgend eine andere Stelle der Körperoberfläche frei. Dagegen ist die Oberfläche des Kapillarnetzes, das im Mund und Ösophagus der Aufnahme von Sauerstoff fähig ist, äußerst klein; sie stellt nicht den vierten Theil der Oberfläche des Hautnetzes dar. Nun wird ja allerdings durch die Divertikelbildung die Oberfläche der Mund- und Ösophagus-Kapillaren vermehrt. Die Bewegungen des Mundbodens aber, die nach Marcacci und Camerano die Aufnahme der Luft in die Mundhöhle bewirken, sind äußerst unregelmäßig, wie ich selbst beobachten konnte, und wie auch Berg[1] berichtet hat. Er sagt darüber: »Ich möchte nur erwähnen, dass die sichtbare Athmung durch die Bucco-pharyngeal-Höhlung eine sehr unregelmäßige ist. Oft bewegt sich die Kehldecke des Molches minutenlang gar nicht, während sie zuweilen in fast zitternde Bewegung geräth. Letzteres ist hauptsächlich bei Erregung des Thieres der Fall und kann bei hungrigen Stücken schon beim Anblick einer Fliege hervorgerufen werden.«

Aus den bisher angeführten Gründen darf man wohl schon schließen, dass die Hautathmung im Vergleich zur Buccopharyngeal-Athmung nicht unbedeutend sein kann. Wenn wir nun noch die

[1] Johannes Berg, Zur Kenntnis des Höhlenmolches (Spelerpes fuscus Bonap.). Zoolog. Garten. 37. Jahrg.

größeren Gefäße, die das Blut zu den verschiedenen Athmungsstätten führen und von ihnen ableiten, mit einander vergleichen, so werden wir auch hierin einen Grund für die große Leistungsfähigkeit der Haut als Athmungsorgan erkennen.

Zu den Kapillaren der Mundhöhle führen das Blut jederseits die Arteria maxillaris externa (Fig. 8 *me*) und die Arteria occipitalis (Fig. 8 *o*), zu denen des Pharynx und des Ösophagus die Arteria pharyngea (Fig. 3 *ph*) und die Seitenzweige der Arteria pulmonalis (Fig. 3 *p*); außerdem werden noch einige kleine Äste der in den Schädel eindringenden Arteria carotis interna (Figg. 3 und 8 *ci*) an den Pharynx abgegeben. — Abgeleitet wird das in den Kapillaren der Mundhöhle und des Pharynx durchgeathmete Blut durch die Vena jugularis interna (Figg. 3 und 8 *ii*). Diese nimmt die Vena maxillaris superior (Fig. 8 *ms*) und die Vena maxillaris inferior (Fig. 8 *mi*) auf, die ebenfalls sauerstoffreiches Blut führen; außerdem mündet aber in sie ein Ast ein, der das sauerstoffarme Blut des Auges enthält, und sie selbst entsteht im Gehirn, aus dem sie das unbrauchbar gewordene Blut ableitet. Sie führt also gemischtes Blut zum Sinus venosus. — Die Vena pharyngea (Fig. 3 *ph'*) und die Vena oesophagea (Fig. 3 *oe*) nehmen das Blut aus dem Pharynx und dem Ösophagus auf; die erstere vereinigt sich aber bald mit der Vena lingualis, d. h. ihr sauerstoffreiches Blut vermischt sich mit dem sauerstoffarmem der Zungenvene; die Vena oesophagea mündet gar in die Lebervene ein. Wir haben also in allen Gefäßen, die das in den Kapillaren der Mundhöhle und des Ösophagus durchgeathmete Blut aufnehmen, bei ihrem Eintritt in den Sinus hochgradig gemischtes Blut.

Vergleichen wir hiermit die Gefäße, die das Blut zu den Hautkapillaren führen und von ihnen zum Herzen zurückleiten! Die Rumpf- und Schwanzhaut wird mit Blut versorgt durch die zahlreichen kräftigen Rami dorsales und Rami costales der Arteria vertebralis collateralis (Fig. 3 *vc*). Zur Kehlhaut wird Blut geführt durch die kleinen Seitenäste des zweiten Arterienbogens (Fig. 3 *II*) und der Pulmonalarterie (Fig. 3 *p*). Ein Theil des Blutes der Arteriae subclaviae (Fig. 3 *sc*) und iliacae (Fig. 3 *ic*) gelangt in die Hautkapillaren der Extremitäten; auch die Arteria cutanea magna (Fig. 3 *cm*) ist nicht ganz funktionslos geworden und führt Blut zur Rumpfhaut.

Sauerstoffreiches Blut enthält bis zum Eintritt in den Sinus venosus die Vena cutanea magna (Fig. 3 *cm'*), die durch ihre Dorsal- und Intercostalzweige das Blut aus den Kapillaren der Rumpfhaut

aufnimmt, und die Vena cutanea parva, die aus den Kapillaren der Kehlhaut entsteht. Die Größe dieser Gefäße lässt darauf schließen, dass bei jeder Zusammenziehung des Herzens nicht viel weniger Blut aus der Hautvene in den Sinus eindringt, wie aus den beiden Jugularvenen. Wenn nun auch das Blut in den Kapillaren der Mundhöhle und des Ösophagus bedeutend sauerstoffreicher geworden ist, wie in den Kapillaren der Haut, so hat es sich doch bald mit bedeutenden Mengen sauerstoffarmen Blutes gemischt, so dass es beim Eintritt in den Sinus wohl kaum noch sauerstoffreicher ist, als das Blut der Hautvene, die nur ein ganz kleines Gefäß mit sauerstoffarmem Blut aufgenommen hat.

Es wird also durch die Hautvenen allein ungefähr so viel sauerstoffreiches Blut zum Herzen geführt, wie durch die Jugularvenen. Nun wird aber auch noch in den Hautkapillaren durchgeathmetes Blut durch Gefäße aufgenommen, die hauptsächlich für die Leitung des venösen Blutes der Gewebe bestimmt sind. So führen die Venae subclaviae (Fig. 3 *sc'*) und die Venae iliacae (Fig. 3 *ic'*) das Blut der Hautkapillaren der Extremitäten, die Venae caudales (Fig. 3 *c*) das der Schwanzhaut, und die Vena abdominalis (Fig. 3 *a*) nimmt das Blut der Bauchhaut auf.

Die Caudalvenen und die Venae iliacae treten in die Nieren ein und lösen sich in die Venae advehentes des Nierenpfortaderkreislaufs auf; sie werden hier schon einen großen Theil ihres Sauerstoffs abgeben. Die Gefäße, die das Blut aus den Hautkapillaren des Schwanzes zu den Caudalvenen leiten, müssen an den großen Drüsen entlang ziehen und die Muskeln durchdringen; auch sie werden auf ihrem Wege schon eine große Menge Sauerstoff den Geweben überlassen. Eben so ergeht es dem Blut, das durch die Abdominalvenen (Fig. 3 *a*) und durch die Vena oesophagea (Fig. 3 *oe*) in den Leberpfortaderkreislauf gelangt; auch hier wird der größte Theil des Sauerstoffs dem Blute schon entrissen werden. Wir sehen, dass ein Theil des Blutes den Sauerstoff schon wieder abgiebt in der Nähe der Orte, wo es ihn aufgenommen hat, oder wenigstens noch vor dem Eintritt in das Herz.

Wir erkennen aus diesen Betrachtungen ferner, dass wir beim Spelerpes fuscus, und das trifft auch bei Salamandra und Triton zu, nicht zwischen Arterien und Venen als Gefäßen mit sauerstoffreichem und sauerstoffarmem Blut unterscheiden können. Auch das Herz hat es vollständig aufgegeben, eine Trennung zweier Blutarten zu versuchen, indem nicht nur die Scheidewand beider Vorhöfe von einer

großen Öffnung durchbrochen ist, sondern indem hauptsächlich alles Blut durch eine Öffnung in den linken Vorhof eindringt. Das Herz hat also beim Spelerpes nur die Aufgabe, die Blutcirkulation im Körper zu regeln.

Schreiben wir der Hautathmung, wie es Camerano thut, nur geringe Wichtigkeit zu, d. h. wird durch die Hautkapillaren nur eine unbedeutende Menge von Sauerstoff aufgenommen, so müssten die Hautvenen sauerstoffarmes Blut zum Herzen führen, und es würde nur durch die Jugularvenen durchgeathmetes Blut zum Herzen gelangen; dieses kann aber auch nicht sehr sauerstoffreich sein, da es schon mit dem sauerstoffarmem Blut des Gehirns und des Auges gemischt ist. Diese geringe Menge von nicht sehr sauerstoffhaltigem Blut wird sich im Herzen mit dem aus dem ganzen übrigen Körper herbeiströmenden sauerstoffarmen Blut im Herzen mischen und ein Gemenge erzeugen, in dem die schädlichen Bestandtheile des Blutes überwiegen. Das Thier würde mit solchem Blut unmöglich lange leben können und bald erstickt sein.

Diese Betrachtungen führen mit ziemlicher Sicherheit zu dem Schlusse, dass die Hautathmung für Spelerpes fuscus sehr wichtig sein muss. Mögen die Kapillaren der Mundhöhle und des Ösophagus durch ihre Lage im Epithel und durch ihre Divertikelbildung um Vieles geeigneter sein als die unter dem Epithel gelegenen, glattwandigen Hautkapillaren, so wird dieser Vorzug doch durch die große Ausdehnung des Hautkapillarnetzes gemindert, wenn nicht aufgehoben. Ferner fehlt jeder Versuch einer Trennung zweier Blutarten. Es kursirt im Körper hochgradig gemischtes Blut. Um dieses so sauerstoffreich zu erhalten, dass das Thier nicht erstickt, genügt die Athmung in der Mundhöhle und dem Ösophagus nicht; es muss die Hautathmung hinzutreten. Auch der Umstand, dass einzelne Gewebe einen großen Theil ihres Sauerstoffs direkt aus dem in den Hautkapillaren durchgeathmeten Blut beziehen, spricht für die Wichtigkeit der Hautathmung.

Wir wollen nun nicht darüber streiten, welcher der beiden Athmungsweisen die größere Bedeutung zukommt; das ist unwichtig, eben so wie es unmöglich ist, ihr Verhältnis genau festzustellen, weil dieses vom Individuum, der Temperatur und dem Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung abhängt, also immer wechselt. Es muss nur der Behauptung Camerano's entgegengetreten werden, dass die Hautathmung beim Spelerpes fuscus unwesentlich ist. Weder allein die Hautathmung ist im Stande, die Lungenathmung zu ersetzen,

noch vermag dies die »Boccopharyngealathmung«. Es sind beide Athmungsweisen nöthig, um das Leben des Thieres zu ermöglichen.

Halle (Saale), im September 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XLII.

Sämmtliche Figuren etwa 2/1 der natürlichen Größe.

Fig. 1. Blutgefäßverlauf von Salamandra maculata.
Fig. 2. Blutgefäßverlauf von Triton taeniatus.
Fig. 3. Blutgefäßverlauf von Spelerpes fuscus.

Erklärung der gemeinsamen Bezeichnungen.

I, erster Arterienbogen;
II, zweiter Arterienbogen;
III, dritter Arterienbogen;
IV, vierter Arterienbogen;
a, Vena abdominalis;
ao, Aorta;
c, Vena caudalis;
ce, Arteria carotis externa;
ci, Arteria carotis interna;
cm, Arteria cutanea magna;
cm', Vena cutanea magna;
cp, Vena cutanea parva;
e, Arteria epigastrica;
ga, Arteria gastrica anterior;
ic, Arteria iliaca communis;
ic', Vena iliaca communis;
ie, Vena jugularis externa;
ii, Vena jugularis interna;
l, Vena lingualis;
le, Vena hepatica;
oe, Vena oesophagea;
p, Arteria pulmonalis;
p', Vena pulmonalis;
ph, Arteria pharyngea;
ph', Vena pharyngea;
rc, Ramus costalis der A. vertebralis collateralis;
sc, Arteria subclavia;
sc', Vena subclavia;
sv, Sinus venosus;
vc, Arteria vertebralis collateralis.

Tafel XLIII.

Fig. 4. Kapillarnetz der Haut von Salamandra maculata. ZEISS A, 2. Prisma.

Fig. 5. Kapillarnetz der Haut von Triton taeniatus. ZEISS A, 2. Prisma.

Fig. 6. Kapillarnetz der Haut von Spelerpes fuscus. ZEISS A, 2. Prisma.

Fig. 7 *a* und *b*. Schnitte durch die Mundschleimhaut von Spelerpes fuscus. ZEISS C, 2. Prisma.

Fig. 8. Größere Gefäße und Kapillaren des Oberkiefers von Spelerpes fuscus. Viermal vergrößert.

Fig. 9. Größere Gefäße des Oberkiefers von Triton taeniatus.

Fig. 10. Größere Gefäße des Oberkiefers von Salamandra maculata.

Erklärung der Bezeichnungen von Fig. 8, 9, 10:

A, Auge;
aow, Aortenwurzel;
ci, Arteria carotis interna;
ii, Vena jugularis interna;

me, Arteria maxillaris externa;
mi, Vena maxillaris inferior;
ms, Vena maxillaris superior;
o, Arteria occipitalis;
vc, Arteria vertebralis collateralis.

Fig. 11. Schnitt durch den Ösophagus von Salamandra maculata. Zeiss C, 2. Prisma.

Fig. 12. Schnitt durch den Ösophagus von Triton taeniatus. Zeiss C, 2. Prisma.

Fig. 13. Schnitt durch den Ösophagus von Spelerpes fuscus. Zeiss C, 2. Prisma.

Fig. 14. Kapillarnetz des Oberkiefers von Spelerpes fuscus. Zeiss A, 2. Prisma.

Fig. 15. Kapillarnetz des Oberkiefers von Triton taeniatus. Zeiss A, 2. Prisma.

Anm.: In den Figuren 1, 2, 3 auf Tafel XLII sind die Nieren nur der besseren Orientirung wegen gezeichnet; die Arteria iliaca und die A. vertebralis collateralis mit ihren Seitenzweigen, die durch sie theilweise verdeckt werden, sind an jenen Stellen ausgezogen, um eine bessere Übersicht zu gewinnen.

Unabhängige Entwicklungsgleichheit (Homöogenesis) bei Schneckengehäusen.

Von

Dr. Gräfin **M. v. Linden**

(Tübingen).

(Aus dem zoologischen Institut zu Tübingen.)

Mit Tafel XLIV und XLV.

In meiner Inauguralschrift »Entwicklung der Skulptur und der Zeichnung bei den Gehäuseschnecken des Meeres«[1] habe ich zu zeigen versucht, dass nicht nur die Zeichnungsformen, welche wir besonders farbenprächtig auf den Gehäusen der Meeresschnecken vorfinden, sich innerhalb der verschiedenen Gattungen in vollkommen gesetzmäßiger Weise umbilden, sondern dass auch die Skulptur bei ihrer Entwicklung ähnliche bestimmte Richtungen einschlägt, so dass auf beide, auf Zeichnung und auf Skulptur, von ihrem ersten Auftreten an bis zu ihrem Verschwinden die von Eimer aufgestellten Artbildungsgesetze Anwendung finden. Ich habe indessen nicht betont, dass diese Entwicklungsgesetze, welche Schalenskulptur- und Zeichnung gestalten, in gleicher Weise auch auf die Schalenform einwirken und innerhalb verschiedener Gruppen zu Gestaltungen führen, welche, obwohl durch keine nähere verwandtschaftliche Beziehungen verbunden, sich so ähnlich sehen, dass oft nur ein gut geschultes Auge die Merkmale, welche die Arten und Gattungen scheiden, wahrzunehmen vermag. Die Übereinstimmung der morphologischen Charaktere derartiger Schalen ist häufig so groß, dass es zu verwundern ist, wenn noch kein Vertreter der Nützlichkeitstheorie von mimetischen Formen unter den Mollusken gesprochen hat.

Eimer nennt diese Erscheinung Homöogenesis oder unabhängige Entwicklungsgleichheit. Nach seiner Auffassung können zwei Gruppen

[1] Diese Zeitschrift LXI. Bd. 2. Heft.

von Individuen ganz unabhängig von einander ähnliche oder gleiche Entwicklungsrichtungen einschlagen auf Grund gleichen phyletischen Wachsthums, gleich lange Zeit hindurch wirkender physiologischer Vorgänge. Für die Entstehung homöogenetischer Formen braucht keineswegs von ursprünglich gleichen Grundlagen ausgegangen und angenommen zu werden, dass sich dieselben im Lauf der Zeit vielleicht in getrennten Gebieten durch die Einwirkung analoger äußerer Bedingungen in ähnlicher Weise umgestaltet haben. Um die Erscheinung der Homöogenesis zu verstehen, genügt die vielfach bewiesene Thatsache, dass die Organismen im Allgemeinen unter dem Einfluss äußerer Verhältnisse nur nach wenig bestimmten Richtungen abändern können, und nach einem kürzeren oder längeren phyletischen Wachsthum auf gleichen oder ähnlichen Stufen der Entwicklung stehen bleiben.

Ich habe in meiner oben genannten Arbeit gezeigt, wie in den verschiedensten Gastropodengattungen dieselben Skulptur- und Zeichnungsformen phylogenetisch wie ontogenetisch in ähnlicher Reihenfolge auftreten, wobei Schalenzeichnung und Skulptur sehr häufig gleichen Schritt halten. Wenn nun aber die Schalenform in gleicher Weise nur wenige, bestimmte Entwicklungsrichtungen einschlägt, die in den verschiedenen Gruppen ihre Wiederholung finden, und ebenfalls in gewisser Korrelation mit Skulptur und Zeichnung stehen, so ist es erklärlich, dass unter Umständen ganz unabhängig von einander ähnliche Formen zu Stande kommen.

Besonders schöne Beispiele finden sich in dieser Hinsicht innerhalb der Gattung Melania. Wir beobachten hier Formen, die bei oberflächlicher Betrachtung für Cerithium, Mitra, Turritella, Pyramidella, Terebra, andererseits für Purpura, Ricinula, Neritina gehalten werden können, trotzdem, dass weder verwandtschaftliche Beziehungen, noch eine Gleichförmigkeit der durch den Aufenthaltsort bedingten Lebensweise der verschiedenen Formen bestehen. Wenn aber Süßwasserschnecken ähnliche Formen aufweisen wie die ihnen verwandtschaftlich fern stehenden Meeresbewohner, so müssen wir annehmen, dass die Erscheinung der Homöogenesis in erster Linie in der Konstitution der Organismen begründet ist, und unter den verschiedenartigsten Bedingungen zur Entfaltung gelangen kann.

Die Ergebnisse bei Melaniiden veranlassten mich auch anderen Gruppen nach dieser Richtung hin größere Aufmerksamkeit zu schenken, und wenn auch meistens weniger Mannigfaltigkeit zu be-

obachten war, so konnte doch überall die Wirkung unabhängiger Entwicklungsgleichheit verfolgt werden. Ich bin durch diese Untersuchungen überhaupt zu dem Schlusse gelangt, dass den Gastropodenschalen im Allgemeinen wenige Formen zu Grunde liegen, die in den verschiedensten Gruppen wiederkehren und durch extreme Ausbildung einzelner Theile durch Skulptur oder Zeichnung für die Gattungen typisch werden.

Homöogenesis in der Familie der Melaniiden d'Orbigny.

Die Familie der Melaniiden d'Orb. steht nach Brot (Martini-Chemnitz, Conchylienkabinet, Bd. I, 24) im System zwischen den Cerithiiden und den Paludinen, und schließt sich durch die Pirenen an die Cerithien, und zwar an die Gattung Potamides, durch die nordamerikanischen Strepomatiden zunächst an die amerikanischen Paludinen an. Obwohl die Gehäuse beider Gruppen nur wenig unterscheidende Merkmale bieten, so müssen dieselben doch desshalb getrennt werden, weil die Strepomatiden einen ganzen Mantelrand besitzen und eierlegend sind, während alle übrigen zur Familie gehörenden Gattungen einen gefransten Mantel haben und lebendige Junge gebären. Die Strepomatiden stellen somit in morphologischer wie in biologischer Hinsicht die ursprünglicheren Formen dar und sind paläontologisch älter als die übrigen Vertreter der Familie. Sie finden sich schon im oberen Jura und Wealden, während die andern erst in der Kreide und dem Tertiär erscheinen.

Die geographische Verbreitung der Melaniiden ist eine sehr ausgedehnte. Man findet dieselben in allen Welttheilen, jedoch nur in den wärmeren Zonen zwischen dem 51° nördl. und dem 40° südl. Breite. Sie leben meistens im süßen Wasser in Sümpfen, Seen, Bächen, Flüssen und Bergströmen; nur die Pirenen, welche den Übergang zu den Cerithien bilden und nach Gassics auch einige Melanopsiden aus Neu-Caledonien machen eine Ausnahme, indem man sie oft mit Cerithien und Potamiden zusammen in brakischen Gewässern antrifft. Einige Arten der Gattung Pirena (M. tuberculata Müll., Pirena spinosa Lam.) und einige Melanopsiden bewohnen manchmal warme Quellen. Wenn auch die weite Verbreitung unter den verschiedenen Lebensbedingungen sehr wahrscheinlich zur großen Variabilität der Melaniiden die Veranlassung gegeben hat, so ist die absolute Größe der Arten dennoch unabhängig von der Ausdehnung des Gewässers, worin sie leben, denn gerade die größten

Melanien aus Central-Amerika bewohnen nach Morelet ganz unbedeutende Bäche.

Ich habe soeben erwähnt, dass die jetzt noch in Nord-Amerika erhaltenen Strepomatiden den Ausgangspunkt für die eigentlichen Melaniiden bilden. Nach der Beschaffenheit ihrer Gehäuse werden dieselben von Tyron (Land and fresh water shells of North America, Vol. IX, 1873) in fünf Genera getheilt. Die Schalen der ersten Gattung Pleurocera sind oval oder pyramidenförmig, die basilare Mündung ist mit kanalartigem Ausguss versehen, die Außenlippe buchtig gebogen. Bei dem Subgenus Io ist die Schale spindelförmig (fusiformis), der Kanal sehr lang. In der Gattung Lithasia finden sich eiförmige bis konische Gehäuse, deren Basis mit kleinem kanalförmigem Ausguss, deren Columellarrand mit Callus versehen ist. Die Schalen von Leptoxis sind meist kugelig, selten pyramidenförmig, und haben eine kreisrunde Mundöffnung ohne Ausguss. Der Gattung Lithasia ähnlich sind die Gehäuse von Gyrotoma, dieselben unterscheiden sich von den ersteren nur durch einen Schlitz an der Außenlippe.

Die Vertreter der letzten Gattung Goniobasis haben eine eiförmige oder gethürmte Schale und eiförmige Mundöffnung. Wir treffen somit schon unter diesen ursprünglichen Formen eine ziemlich große Mannigfaltigkeit in der Schalengestaltung an, es werden hier schon Entwicklungsrichtungen eingeschlagen, die sich auch bei den echten Melanien wiederfinden. Nur in Bezug auf die Schalenskulptur sind die Strepomatiden viel weniger weit fortgeschritten als die Melanien der alten Welt und bilden einen neuen Beweis dafür, dass die Formen der amerikanischen Fauna in mancher Beziehung auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe stehen geblieben sind, als die der übrigen Kontinente.

Bei den eigentlichen Melaniiden unterscheidet Brot 13 Gattungen, von denen Melania selbst wieder in 14 Untergattungen zerfällt. Fünf dieser Untergattungen sind in den paläontologischen Schichten — Tertiär — vertreten. Die Untergattung Melanoides ist im Miocän mit großen thurmförmigen Gehäusen gefunden worden (M. Escheri, Brongt., M. Albigensis, Nonlet [Oligocän], M. inguinata Defr., Eocän, M. alpina Ch. Mayer [Ob. Eocän]) etc. Zu Melanella gehören kurze eiförmige Schalen mit großer, vorn etwas vorgezogener und gerundeter Mündung (M. Holandri Fèr.), zu Striatella verlängerte, zugespitzte, stets spiral gestreifte und meist quer gefaltete Formen (wie M. horrida, muricata Wood, curvicosta Desh. etc.);

zu Melania Adams sens. strict. zugespitzte, verlängerte, glatte Arten mit ovaler Mündung.

Dieselben Entwicklungsrichtungen finden wir unter den lebenden Repräsentanten der Gattung Melania. Die überwiegende Artenzahl trägt den Pyramidella-Terebra-Charakter und besitzt gethürmte, mehr oder weniger glatte Schalen mit oder ohne Zeichnung. Wenn Zeichnung vorhanden ist, so entspricht dieselbe ebenfalls der Terebra-Zeichnung. Die Mundöffnung dieser Gehäuse ist oval, der Mundrand nicht ausgeschnitten, unterscheidet sich also sowohl von der Terebra- als auch von der echten Pyramidella-Mündung.

Bei einzelnen zu dieser Gruppe gehörigen Melanien aus Zanzibar (M. zengana Morelet) beobachten wir eine eigenthümliche Missbildung der Schale, welche sonst besonders unter den fossilen Pyramidellen (Eulima polita L.) angetroffen wird und darin besteht, dass die Schalenspitze seitlich gekrümmt ist.

Eine ausgesprochen Terebra-ähnliche Form bildet die schön gezeichnete Melania pantherina v. d. Busch (Fig. 1). Die abgebildete Varietät hat auf dem vorletzten Umgang zwei, auf dem letzten fünf Reihen dunkler Flecke, welche in deutlichen Längslinien stehen und große Neigung zeigen in querer Richtung zu verschmelzen. In der Größe und Gestalt ihrer Schale stimmt die abgebildete Melania in sehr auffallender Weise mit Terebra muscaria Lm. (Fig. 2) überein, in ihrer Zeichnung gleicht sie mehr der Terebra corrugata Lm. (Fig. 3), welche auf dem letzten Umgang vier bis fünf Punktreihen trägt. Die Zeichnung der M. pantherina ist jedenfalls aus einer längsgestreiften Form, wie z. B. aus der ihr nahe verwandten M. punctata Lm. (Bd. I, 24, Taf. XX, Fig. 4, 4*a*, p. 168)[1] abzuleiten, bei der die Längsstreifen schon zum Theil in Punktreihen aufgelöst sind, oder aber von M. mindorensis Lea (Bd. I, 24, Taf. XX, Fig. 6, 6*a*, p. 169), wo die Längsstreifen in ihrem ursprünglichen Zusammenhang erhalten sind. Die Zeichnung der M. pantherina v. d. Busch zeigt sich ziemlich variabel bezüglich der Zahl der Punktreihen, so dass sich der Zeichnung der Terebra muscaria noch ähnlichere Formen finden.

Ausgesprochene Terebra-Formen, theils mit, theils ohne Zeichnung, finden sich auch auf Taf. XVIII in M. terebriformis Brot (Fig. 1, 1*a*, p. 144), M. tubulata Lam. (Fig. 4, p. 145). M. zeleborii

---

[1] Diese und die folgenden Figurenangaben beziehen sich auf Martini-Chemnitz, Conchylienkabinet.

Brot (Fig. 8, 8 *a*, p. 150 etc.). Die M. terebriformis in Fig. 1 *a* zeichnet sich durch sehr wenig konvexe Umgänge aus, eben so die M. tubulata in Fig. 4, eine Entwicklungsrichtung, welche ganz unabhängig von den Melaniiden bei Terebra ihren Höhepunkt erreicht: während nämlich die flachen Umgänge bei Melania nur vereinzelt auftreten, werden sie innerhalb der Gattung Terebra vorherrschend. Die aufgeführten Melania-Arten kommen alle im süßen Wasser vor, während die Vertreter der Gattung Terebra Meeresbewohner sind. Die Ähnlichkeit zwischen den einzelnen Formen beider Gruppen kann somit weder auf nähere verwandtschaftliche Beziehungen, noch auf Mimikry, noch aber auf Anpassung an eine analoge Lebensweise zurückgeführt werden, sie bildet im wahrsten Sinn des Wortes den Ausdruck für unabhängige Entwicklungsgleichheit.

Von diesen langgestreckten glatten Formen ausgehend, welche zum Theil so vollkommen mit Terebra übereinstimmen, dass nur der verschieden gestaltete Mund die Zugehörigkeit zu einer anderen Familie verräth, kommen wir zu Formen, deren Gehäuse bedeutend verbreitert ist, und die mit ihren immer noch ziemlich flachen Umgängen zu Gestalten überleiten, welche wir in der Gattung Chemnitzia unter den Terebellen wiederfinden (vgl. die glatten Varietäten von Melania immanis Morelet, Taf. II, Fig. 1 *a—g*, p. 19 mit Chemnitzia lineata Roem. — sp. Coralrag [Zittel, Paläontologie. II. p. 237]). Nun beobachten wir aber sowohl bei den schlanken als bei den breiteren Melaniiden-Gehäusen das Auftreten einer schwachen Querskulptur in Gestalt von schmalen rippenartigen Erhöhungen. Bei vielen Schalen, besonders bei den schlanken Terebra-Formen, nimmt diese Skulptur nur die ersten Umgänge ein, bei anderen erstreckt sie sich auf die ganze Schale, oder beginnt erst — bei vielen breiten Formen z. B. — auf den letzten Umgängen. Sobald sich nun diese Querskulptur kräftiger entwickelt, so erhalten wir typische Cerithium-Gestalten, besonders da, wo sich auf diesen Querrippen eine oder mehrere Knotenreihen entwickelt haben. Ein schönes Beispiel ist Melania spinata Godw. (Fig. 4) verglichen mit Potamides ebeninum Brug. (Fig. 5). Noch größere Ähnlichkeit hat die genannte Potamides-Art mit M. spinosa Bens. (Bd. I, 24, Taf. XII, Fig. 2, p. 92), weil diese wie ebeninum nur eine Knotenreihe auf den späteren Windungen hat, und vorher noch deutliche Querrippung zeigt. Die Melanien geben überhaupt zahlreiche Beispiele für den Übergang der Querrippen in Knoten und zuletzt in Stacheln. Schon

der Vergleich mit den fossilen Formen lehrt, dass Querrippung der Knotenbildung vorangeht. So stellt z. B. ZITTEL für die Untergattung Melanoides Oliv. folgende Diagnose auf: »Zu Melanoides gehören große thurmförmige längsgekielte und quergerippte Gehäuse«, während BROT als Kennzeichen der lebenden Formen betont: »Die Rippen sind häufig geknotet.« Auch die meisten Formen der Melania asperata Lam. (Taf. VIII, Fig. 1, 1 *a*—*g*, p. 73) sind Cerithien täuschend ähnlich, doch auch hier zeigt die Gestalt der Mündung, dass wir es mit den Vertretern einer anderen Familie zu thun haben.

Ich habe in meiner früheren Arbeit beschrieben, wie häufig Knotenreihen, welche aus Querrippen entstanden sind, in scharfe Längskiele umgewandelt werden, dadurch, dass die Knoten in der Längsrichtung mit einander verschmelzen. So entsteht aus der Cerithium ähnlichen Form der M. asperata Lm. (Fig. 6) die Varietät 1 *a*, deren Schale mit einem Turritella-Gehäuse verwechselt werden könnte, eine Umbildung, welche indessen in so vollkommener Weise bei Melania selten ist, dagegen bei der verwandten Gattung Claviger und außerdem auch bei Cerithium (Fastigiella carinata Reeve, Bd. I, 26, Taf. XXVIII, Fig. 1, p. 146) häufiger vorkommt.

Eine weitere mit den bisher beschriebenen Melanien in keinem unmittelbaren Zusammenhang stehende Entwicklungsrichtung führt zu ausgesprochen Mitra-ähnlichen Gehäusen. Einige, allerdings wenig zahlreiche Übergänge lassen mich vermuthen, dass diese Entwicklungsrichtung ihren Ausgangspunkt von Achatina-ähnlichen Formen genommen hat. Die Mitra-Formen zeichnen sich allerdings durch treppenförmig abgesetzte Schalen aus, was bei den Achatina-ähnlichen Schalen nicht allgemein ist, wir finden indessen unter den letztgenannten Ausnahmen, welche gerade diese Eigenthümlichkeit des Gewindes in vollkommener Ausbildung besitzen.

Die meisten Mitra-ähnlichen Melanien tragen Gitterskulptur, wie aus den Abbildungen (Bd. I, 24, Taf. XXXIII) hervorgeht, und gleichen darin der Mitra granulosa (Bd. V, 2, Taf. XIII, Fig. 3, 4, p. 69) u. and. Wir finden indessen auch Umgestaltungen von Melaniengehäusen, die zu Formen ähnlich Mitra pontificalis (Fig. 7) führen. Diese tragen, wie die abgebildete Melania cybele Gould (Var.) (Fig. 8), einen gekrönten Kiel und besitzen sonst ein glattes eiförmig gestaltetes Gehäuse. Die Mitra-ähnlichen Melanien-Arten

sind indessen nicht so zahlreich wie diejenigen, welche den Terebra- oder Cerithium-Charakter tragen.

An die hoch gewundenen längs- und querskulptirten Formen der Gattung Melania schließen sich zunächst die Vertreter der in Süd-Amerika heimischen Gattung Doryssa an. Dieselben tragen alle mehr oder weniger den Cerithium-Typus, aber nicht wie er in der Gruppe Potamides, sondern wie er bei Pyrazus zum Ausdruck kommt. Die Schalen sind durch oft recht kräftige Längskiele und Querrippen ausgezeichnet und unterscheiden sich, wie aus der Abbildung ersichtlich, besonders durch die Bildung des Mundes und durch die Richtung der Naht (vgl. Doryssa macapa J. Moric. [Fig. 9] und Cerithium [Pyrazus] sulcatum Born. Var. [Fig. 10]). Doryssa macapa findet sich am Amazonenstrom, während Pyrazus sulcatum in China, auf den Philippinen, den Mascarenen, und namentlich in Madagascar vorkommt. Also auch hier Ähnlichkeit der Formen ganz getrennter Verbreitungsbezirke.

Auch die auf der Westküste von Afrika heimische, wahrscheinlich im Brackwasser lebende Gattung Claviger ist durch Cerithium-ähnliche Formen gekennzeichnet. Wenige Arten dieser Gattung tragen noch die der Doryssa eigene Längs- und Querskulptur (Claviger matoni Gray) (Bd. I, 24, Taf. XXXVII, Fig. 3 *a—f*, 4, 4 *a*, p. 366). Bei den meisten haben sich die Querrippen in Knotenreihen aufgelöst, von welchen sich eine oder mehrere zu kräftigen Dornenreihen entwickeln, während sich die übrigen zurückbilden (Claviger byronensis Gray, Tab. XXXVI, Fig. 10 *a—c*, p. 359).

Es kommt aber auch vor, dass sich die Knotenreihen zu scharfen, weit vorspringenden Längskielen vereinigen, so dass wir mehr oder weniger Turritella-ähnliche Formen erhalten (Claviger matoni Taf. XXXVII, Fig. 3, 3 *a*, 3 *f*, p. 366). Öfters tragen die ersten Windungen der Claviger-Gehäuse Gitterskulptur, und die späteren erst scharfe Längskiele und spitzige Dornen. Die durch sich schneidende Längs- und Querskulptur hervorgebrachte Gitterung ist indessen auch hier stets der Ausgangspunkt für jede andere Skulpturform.

Während die auf Madagascar im Süßwasser, bisweilen aber auch in warmen Quellen lebende Gattung Melanatria Bowdich, sowie die Gattungen Pirenopsis Brot und Faunus Montfort der Untergattung von Melania melanoides nahe stehende, also auch Cerithium-ähnliche Formen aufweist, finden wir bei Hemisinus Swainson zwei von einander abweichende Entwicklungsrichtungen. Die

eine erzeugt niedergewundene Columbella-Mitra-artige Formen, die andere hochgewundene Cerithium-ähnliche Gehäuse.

Die Arten mit hochgewundenen Schalen sind indessen hier seltener, als die mit niederen Gehäusen. Vorherrschend niedere Mitraähnliche Schalen treffen wir auch bei dem Genus Melanopsis (Bd. I, 24, Taf. XLV—XLIX). Da nun hier die meisten Formen neben der eigenthümlichen Schalenform einen starken Callus besitzen, so erinnern dieselben zum Theil vielfach an Olivella, z. B. Olivella zonalis Lm. (Bd. V, 1, Taf. XXXVII, Fig. 9 und 10) und Melanopsis buccinoides Oliv. (Bd. I, 24, Fig. 1—12, p. 419). Dieselbe Entwicklungsrichtung findet sich übrigens auch bei Mitra und führt hier zu Mitra crenulata Chem. (Bd. V, 2, Taf. XVI, Fig. 9 und 10).

Es bleiben jetzt noch vier Gattungen unter den Melaniiden, welche einen von den Vorhergehenden sehr verschiedenen Typus vertreten, da sie alle weite niedrige Gehäuse besitzen. Die von ihnen eingeschlagenen Entwicklungsrichtungen führen daher zu Formen, welche von den bisher beschriebenen in hohem Grade abweichen. Die Schalen der Gattung Tanalia tragen einen ausgesprochenen Nerita-Charakter. Tanalia Gardneri Reeve (Fig. 11) entspricht sowohl durch Gestalt des Gewindes, als durch ihre Skulptur der Nerita exuvia L. (Fig. 12). Bei manchen Tanalia-Arten bestehen statt der Längskiele noch Längsreihen von Knoten, und diese bilden sich bisweilen zu mehr oder weniger kräftigen Stacheln um, die dann in mehreren Reihen das Gehäuse umgeben. Auf diese Weise kommen Formen zu Stande, wie Tanalia loricata Var. erinacea Reeve (Fig. 13), eine Entwicklungsrichtung, die wir bei Nerita vermissen, dagegen bei Purpuriden (Purpura, Ricinula) wiederfinden, wie aus den Figuren von R. horrida Lm. (Fig. 14), Purpura patula L. (Fig. 15) und Turbo histrio Kien. (Fig. 16) ersichtlich ist.

Eine weitere Gattung, welche zu der Familie der Melaniiden gestellt wird, ist Paludomus, deren Gehäuse ausgesprochene Natica-Zeichnung tragen und sich in der Gestalt an Paludina anschließen.

Die Vertreter der letzten Melaniiden-Gattung Philopotamis haben am meisten Ähnlichkeit in Gestalt, Zeichnung, sowie zum Theil wenigstens in der Form des Mundes ihrer Gehäuse mit Ampullarien.

Zusammenfassung.

Wenn wir die vorstehenden Ergebnisse kurz überblicken, so sehen wir, dass in der Familie der Melaniden drei Entwicklungsrichtungen

vorherrschen, welche die Gestalt der Gehäuse beeinflussen. Die erste, welche die Mehrzahl der Arten umfasst, führt zu hohen, gethürmten Schalen, welche je nach Gestalt, Zeichnung und Skulptur der Umgänge Terebra-, Pyramidella- oder Cerithium-ähnliche Formen ergeben. Im Gegensatz zu diesen finden wir breite niedergewundene Gehäuse, die von Ampullaria-Paludina-Gestalten ausgehend in den Nerita-ähnlichen Tanalia-Arten ihre äußerste Grenze erreichen. Zwischen beiden stehen die mittelhohen Achatina-ähnlichen Melanien-Schalen, die sehr wahrscheinlich dadurch, dass ihre Umgänge treppenförmig abgesetzt werden, zu Mitra-artigen Gehäusen überführen. Es ist besonders hervorzuheben, dass in den meisten Fällen Skulptur und Zeichnung der Schale mit deren Form gleichen Schritt halten, d. h. dass eine ihrer Gestalt nach Cerithium-ähnliche Schale auch Cerithium-Skulptur besitzt, eben so wie Terebra-Form und Terebra-Zeichnung auf den Melanien-Gehäusen zusammentreffen.

Anders ist es mit der Gestaltung der Mündung. Die Form des Mundes verändert sich wohl in so fern, dass er bei niedergewundenen weiten Schalen weiter und mehr kreisförmig, bei hochgewundenen derselben Familie eng und elliptisch ist, aber meistens bleibt er in seiner feineren Ausgestaltung Kanal, Ausbuchtungen, Ausschnitte innerhalb einer und derselben Gattung konstant und dadurch für dieselbe charakteristisch. Dass es aber auch hierin Ausnahmen giebt, haben wir bereits gesehen, und werden es im Folgenden noch an schöneren Beispielen beobachten können.

Homöogenesis in der Familie der Pleurotomiden.

Auch die Familie der Pleurotomiden umfasst zum größten Theil nur hochgewundene, mehr oder weniger zugespitzte Gehäuse. Dieselben verlieren indessen den ausgesprochenen Cerithium-Charakter, durch einen an der Schalenbasis befindlichen meistens sehr lang ausgezogenen Kanal. Die Familie gehört ebenfalls zu den formenreichsten unter den Gasteropoden und hat schon in der Tertiärzeit den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht.

Die Geschichte der Systematik der Pleurotomiden lässt aufs deutlichste erkennen, wie auch hier die Mannigfaltigkeit, welche dadurch erzeugt wird, dass die Schalen verschiedene Entwicklungsrichtungen einschlagen, eine den verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Thiergruppe entsprechende Stellung im System erschwert hat. Die große Ähnlichkeit der typischen Arten von Pleurotoma mit

Fusus sowohl in Schalenform als Schalenzeichnung und Skulptur (vgl. Pleurotoma australis Roissy [Fig. 17] und Fusus tenuiliratus Dkr. [Fig. 18], eben so Pl. marmorata Lm. [Bd. IV, 3, Taf. III, Fig. 4, p. 16] und F. variegatus Perry [Bd. III, 36, Taf. XLVIII, Fig. 2, 3, p. 153]) bestimmten LAMARCK das Genus Pleurotoma in seine Familie der Canaliferen einzureihen. Die genauere Kenntnis des Thieres erwies indessen diese von LAMARCK aufgestellte Beziehung als unrichtig und hatte zur Folge, dass Pleurotoma zu den Coniden gestellt wurde. Dazu kam noch, dass nicht nur die anatomischen Merkmale der Schnecke eine derartige Anordnung nöthig machten, sondern dass auch die Schalen einer großen Anzahl besonders fossiler Arten als gute Übergangsformen zu Conus betrachtet werden mussten. Diese verbindenden Glieder sind theils als Subgenera, bei Leptoconus, theils als gute Genera unter der Bezeichnung Conorbis und Cryptoconus ausgeschieden worden. Eine weitere Eigenschaft, welche außerdem für die Verwandtschaft der Pleurotomiden mit den Coniden sprach, war der bei Pleurotoma meistens, allerdings nicht immer (Halia, Lachesis, Paranis) vorhandene Schalenschlitz in der Nähe der Naht, der sich bei vielen, besonders bei hoch gewundenen Conus-Arten als Schlitz oder als weniger tiefe Ausbuchtung wieder findet. Die Pleurotomiden bilden daher nach WEINKAUFF und KOBELT eine Subfamilie der Coniden und stehen neben Conus, Dibaphus und Terebra. ZITTEL schaltet sie als besondere Familie zwischen Terebriden und Coniden.

Die Umstellungen, welche die Pleurotomiden im System erfahren haben, lassen schon darauf schließen, dass sich die Schalen in zwei Hauptrichtungen entwickelt haben. 1) Nach den Canaliferen (Fusus) hin, indem die Gehäuse gethürmt und mit langem Kanal versehen werden, und an ihrer Außenfläche Längsleisten und in Querstreifen zusammenfließende Fleckenreihen auftreten. 2) Nach den Coniden hin, indem der Kanal schwindet, das Gewinde, dessen Höhe von der der letzten Windung übertroffen wird, sich verkürzt, verflacht und die einzelnen Windungen sich weniger deutlich von einander absetzen.

Ich habe bereits auf die Ähnlichkeit der Schalen von Pl. australis Roissy (Fig. 17) mit Fusus tenuiliratus Dkr. (Fig. 18), Pl. marmorata Lm. mit Fusus variegatus Perry hingewiesen. Wir beobachten indessen auch Verbindungen mit anderen Familien der Canaliferen z. B. mit den Fusus-ähnlichen Turbinella-Arten, mit den durch langen Kanal ausgezeichneten Murex-Arten und den kleinen

Buccinum-ähnlichen Triton-Formen. Columbarium spinicinctum Martens (Fig. 19) ist eine solche Form, welche bis auf die Bedornung des Kanals, bis auf die Gestalt der Dornen am Munde an Murex martinianus Reeve (Fig. 20) erinnert, und andererseits dem Fusus pagoda Lesson (Fig. 21) nahe steht. Eine ganz ähnlich gerichtete Entwicklung führt bei Trophon zu der bedornten langgestreckten Art Tr. variegatus Lm. (Bd. III, 2, Taf. LXXI, Fig. 13—16, p. 286). Ähnlichkeit mit einzelnen Triton-Arten, z. B. Triton bracteatus Hinds. (Bd. III, 2, Taf. LXVIII, Fig. 13, 14, p. 255) haben die Bela-Formen B. cancellata Migh. (Bd. IV, 3, Taf. XXXI, Fig. 16, p. 149).

Die Formengruppe, zu welcher Pl. Lühdorffi Lischke gehört, wird meiner Meinung nach von KOBELT fälschlicherweise als »Mitraeformis« bezeichnet, die Ähnlichkeit ihres Gehäuses mit Conus-Formen ist viel größer als mit Mitra (vgl. Pl. Lühdorffi Lischke, Bd. IV, 3, Taf. VI, Fig. 8, p. 32, mit Conus Orbignyi Aud., Bd. IV, 2, Taf. XLIII, Fig. 2, p. 258). Größer ist die Übereinstimmung von Pl. mitraeformis Kiener und Pl. papalis Reeve (Bd. IV, 3, Taf. VIII, Fig. 4, 6 und 7, 8) mit einer Mitraschale, eben so gut lassen sich diese Gehäuse indessen in die Nähe von Conus cylindraceus Brod. (Bd. IV, 2, Taf. XLVI, Fig. 9, p. 274), C. mitratus Hwass. (Taf. XLVI, Fig. 10, p. 274), C. violaceus Reeve (Taf. XLVI, Fig. 11, p. 276) stellen, Formen, die allerdings selbst wieder zu Mitra überführen.

Zusammenfassung.

Die Mehrzahl der Pleurotomiden-Schalen tragen, wenn wir von der Gestalt der letzten Windung absehen, Cerithium-Charakter. Die Entwicklung der Schalenbasis des letzten Umganges zu einem lang ausgezogenen Kanal verleiht der Schale den Typus des Fusus-Gehäuses, dessen Windungen im Allgemeinen jedoch mehr abgesetzt und gewölbt und dadurch weniger Cerithium-artig sind. Auch mit den Vertretern anderer Gattungen unter den Canaliferen, die sich der Fususgestalt nähern, sind Verbindungen zu beobachten.

Bei den phylogenetisch früher auftretenden Formen finden sich häufig Schalen, welche den Übergang zu den Coniden bilden, eine Entwicklungsrichtung, welche, wie die Anatomie des Thieres und einzelne Eigenschaften der Schalen (Schalenschlitz) lehren, durch die verwandtschaftlichen Beziehungen beider Gruppen erklärt werden muss.

Homöogenesis in der Familie der Cancellariiden.

Eine weitere Familie unter den Toxoglossen, die sich durch großen Formenreichthum auszeichnet, ist die der Cancellariiden. Ihren Hauptbestandtheil bildet die Gattung Cancellaria, und es ist kaum möglich, wie LÖBBECKE sagt, eine befriedigende Gesammtdiagnose von derselben zu geben, so veränderlich ist das Gehäuse in seiner ganzen Erscheinung. Die Entwicklungsrichtungen, die wir innerhalb der Gattung Cancellaria antreffen, sind sehr verschieden von denjenigen, die wir bei den Pleurotomiden gefunden hatten. Die Schalen der Cancellarien sind meistens eiförmig, es kommen indessen auch fast spindelförmige und gethürmte Schalen vor. Glatte und stark skulptirte Gehäuse finden sich neben einander, und beide tragen an ihrer Basis einen kurzen weiten, fast nur ausgussförmigen Kanal.

ADAMS scheidet die Gattung Cancellaria in drei Unterabtheilungen: Trigonostomes, Purpuriformes und Mitraeformes, eine Eintheilung, welche zwar die Gehäuseformen berücksichtigt, allein gerade eine Gruppe nicht erwähnt, welche besonders charakteristische homöogenetische Formen aufweist, nämlich die Arten mit Cassis- und Cassidaria-ähnlichen Gehäusen. Wir finden Vertreter dieser Gruppe auf Taf. II—V des IV. Bandes des Conchylienkabinets abgebildet und sehen, dass dieselben bis auf den Spindelumschlag und die Skulptur ihrer Schalen mit Cassis abbreviata Lm. (Fig. 22) und der Cassidaria echinophora L. (Bd. III, Taf. LIV, Fig. 1—7, p. 46) Ähnlichkeit haben. Ich erwähne von diesen Cancellarien namentlich C. Reeveana (Fig. 23).

Auch Cancellaria cancellata L. (Taf. XI, Fig. 1—9, p. 34) hat den Cassis-Charakter beibehalten, entwickelt indessen so kräftige Gitterskulptur, dass sie beinahe das Aussehen von Triton cancellinus Roissy (Taf. LVII, Fig. 5, 6, p. 200) erhält. Neben den langgestreckten Purpura-förmigen Gehäusen, z. B. Cancellaria Spengleriana Desh. (Bd. IV, 4, Taf. VII, Fig. 1—8) finden sich aber auch typische Turbo-Formen, wie C. tuberculata Sow. (Fig. 24), deren Schale mit drei bis vier knotigen Längskielen versehen ist. Die Umgänge sind treppenförmig abgesetzt, die Naht ist vertieft, die Mündung fast kreisrund, und das Gehäuse erinnert in seiner ganzen Gestalt an Turbo japonicus Reeve (Fig. 25).

Im Gegensatz zu den Pleurotomiden und Cancellariiden finden wir bei den beiden übrigen zu der Gruppe der Toxoglossen

gehörigen Schnecken bei den Coniden und Terebriden eine sehr geringe Variabilität der Schalenform. Bei Conus ist hauptsächlich eine Entwicklungsrichtung nach Oliva hin zu beobachten, wie die dem Conus tulipa ähnlichen Gehäuse beweisen; innerhalb der Gattung Terebra finden sich von dem Typus der Gruppe abweichende Gehäuse, die dadurch, dass die einzelnen Umgänge mehr gewölbt erscheinen und die Schalenbasis breiter wird, an einzelne Vertreter unter den Cerithien erinnern.

Homöogenesis in der Familie der Rissoiden.

Die Rissoiden geben wegen ihrer geringen Größe einen der besten Beweise dafür ab, dass unabhängige Entwicklungsgleichheit ohne irgend welche Beziehung zum Nutzen entstehen kann. Die Schalen der meisten Vertreter dieser Familie tragen eine sehr charakteristische Skulptur, die Gehäuse sind indessen so klein, dass dieselbe erst durch die Lupe betrachtet zur richtigen Geltung kommt. Die Familie, welche nach Forbes und Hanley aus den beiden Genera Rissoa Freminville und Rissoina d'Orbigny bestehen, wurden von Lamarck zwischen Paludina und Truncatella-Paludinella gestellt. Nach der neueren Auffassung, welche von Weinkauff vertreten wird, sollte diese Familie indessen neben oder unter den Litoriniden stehen und zerfällt in die Genera Rissoina, Rissoa, Hydrobia, Barleia und Jeffreysia. Hydrobia unter Beschränkung auf die der H. ulvae verwandten Arten, alles sonst zu diesem Genus Gerechnete zu Bithynia und Amnicola verweisend. die zu den Paludinideen gehören. Die Rissoinen sind wie die Rissoen Meeresbewohner und finden sich fast ausschließlich in den tropischen Meeren, besonders an den Philippinen und in Westindien. nur drei Arten kommen im mittelländischen Meere vor. Die Rissoen haben eine viel ausgedehntere Verbreitung.

Die Gehäuse der Rissoiden sind meistens hochgewunden, und eine ganze Reihe zu der Gruppe Rissoina gehörigen Arten erinnern uns sowohl was Schalenform als was Skulptur betrifft an Cerithien. Ich nenne nur Formen wie Rissoina erythraea Phil. (Fig. 26), R. labrosa Schwarz (Bd. I, 22, Taf. XI, Fig. 4, p. 37), R. bellula A. Ad. (ibid. Fig. 8, p. 39) und verweise im Übrigen auf die Tafeln X, XII, XV *a—d*. Von den genannten Formen kommt erythraea im rothen Meer vor, labrosa auf Cuba, bellula auf den Philippinen.

Ich habe im Vorhergehenden schon öfters betont, dass bei homöogenetischen Formen die Familieneigenthümlichkeiten häufig in

der Gestalt der Mundöffnung erhalten bleiben. Bei den genannten Rissoinen ist es nun auffallend, dass auch der Mund in seiner ganzen Beschaffenheit Cerithium-ähnlich ist. Die Mundöffnung ist schmal elliptisch und wie bei einer Reihe von Cerithien sowohl an der Basis als am oberen Ende mit einer kleinen ausgussförmigen Erweiterung versehen. Auch eine wulstartige Verdickung der Außenlippe, wie wir sie bei manchen Cerithien antreffen, wird bei vielen Rissoinen beobachtet (R. bellula A. Ad.). Je nachdem nun die Rissoinen Querrippen, Gitterskulptur oder Längsreihen von Knötchen tragen, erinnern sie mehr an Pyrazus oder Cerithium s. str. Die Gestalt der Pyrazus-artigen Rissoinen-Gehäuse ist weniger spitzig als die der Cerithium s. str.-artigen, und ihre Umgänge sind häufig deutlicher abgesetzt als die der letzteren.

Sehr verschieden ist die Gestalt der meisten Rissoa-Schalen. Dieselben sind weniger hoch, die Umgänge nehmen schneller an Breite zu (mit Ausnahme der drei ersten), so dass die Gehäuse einen kürzeren aber breiteren Kegel bilden, und haben eine mehr kreisförmige als elliptische Mündung. Durch diese Eigenthümlichkeiten in ihrem Bau nähern sich die Rissoen den Schalen der Gattung Cyclostoma.

Bei jenen Arten, wo ein Wachsen der späteren Umgänge nicht eintritt, ist die Ähnlichkeit mit Truncatella-Formen größer.

Sehr interessant ist die Entwicklungsrichtung, welche die Rissoa cimex L. (Fig. 27) und R. crenulata Mich. (Fig. 9—12, p. 115) eingeschlagen haben und die zu Mitra-ähnlichen Formen führt. Eine ähnlich gedrungene Gestalt wie R. cimex L. hat Mitra cancellaroides Ant. (Fig. 28) (Bd. V, 2, Taf. XIV, Fig. 17—19, p. 79), welche in derselben Weise wie die genannten Rissoen von Knotenreihen umzogen ist. Diese Knoten scheinen, wie Fig. 12 von R. crenulata zur Anschauung bringt, aus einer Gitterskulptur hervorzugehen. Sehr häufig wird diese Skulpturform bei Trochus.

Zusammenfassung.

Wir ersehen aus dem Vorhergehenden, dass der Formenreichthum unter den Rissoiden kein übermäßig großer ist. Die eine Gruppe, die der Rissoinen, hat hochgewundene Gehäuse, welche ihrem ganzen Bau nach den Cerithien-Schalen sehr nahe stehen. Die zweite Gruppe, die Rissoen, haben eine von den ersteren sehr verschiedene Entwicklungsrichtung eingeschlagen, die Schalen sind weniger hoch, an der Basis breiter, die einzelnen Umgänge mehr

gewölbt, die Mundöffnung ist kreisrund, kurz, die Gehäuse nähern sich denjenigen der Gattung Cyclostoma. Indem die Schalen eine noch gedrungenere Gestalt annehmen, und ihre Skulptur in längsverlaufende Knotenreihen aufgelöst wird, kommen Mitra-ähnliche Formen zu Stande, welche, selbstverständlich ohne verwandtschaftliche Beziehungen zu haben, der Mitra cancellarioides Ant. nahe stehen. Da indessen diese letzte Schalenform der R. cimex aus der gewöhnlichen Cyclostoma-ähnlichen Schale abzuleiten ist, so können wir bei den Rissoideen eigentlich nur von zwei Hauptentwicklungsrichtungen sprechen, von denen die eine mit Cerithium, die andere mit Cyclostoma so ziemlich parallel verläuft. Das Interessante dieser gleichgerichteten Entwicklung innerhalb der besprochenen Familie liegt meiner Ansicht nach darin, dass sich auf den zierlichen Rissoideen-Gehäusen die homöogenetischen Formen nur in kleinstem Maßstab entfalten können, und dass dadurch bewiesen wird, wie wenig ihre Entstehung von der natürlichen Zuchtwahl beeinflusst worden sein konnte.

Homöogenesis in der Familie der Columbelliden.

Sehr verschieden von den Entwicklungsrichtungen innerhalb der bisher besprochenen Gasteropodengruppen sind diejenigen, welche unter den Columbelliden angetroffen werden. Die Vertreter dieser Familie sind gleich den Melaniiden über die ganze Erde verbreitet. Sie besitzen fast ausschließlich kleine Gehäuse, deren Formen wohl weniger in die Augen fallend sind, aber dennoch so weit aus einander gehende Gestaltungen aufweisen, dass es nothwendig wurde die Zungenbewaffnung des Thieres als wesentliches systematisches Merkmal aufzustellen, denn nur auf diese Weise konnten die Gruppen einigermaßen zusammengehalten werden. Nach Paetel stehen die Columbelliden zwischen den Marginelliden und Harpiden, obwohl, wie Kobelt bemerkt, ihre Grenze eigentlich gegenüber den Bucciniden conchyliologisch strittig ist. Die schlanken, glatten, glänzenden Arten der Gattung Mitrella wurden früher allgemein zu Buccinum gestellt. Die Radula der Columbelliden ist echt rachigloss mit drei Reihen Platten, von denen die mittleren im Gegensatz zu denen der Bucciniden zahnlos sind.

Nach der Gestalt der Gehäuse theilt Kobelt die Columbelliden in acht Untergattungen ein, und aus den Namen Strombina und Conidea, welche für zwei dieser Abtheilungen gewählt sind, geht hervor, dass in dieser Eintheilung bereits den verschiedenen Entwick-

lungsrichtungen Ausdruck gegeben wird. Am ausgesprochensten ist die Ähnlichkeit der Columbellen mit Strombus-, Conus- und Buccinum-Gehäusen, und wir sehen, dass neben Schalenform und Skulptur auch hier wieder die Zeichnung den Gesetzen der Homöogenesis folgt.

Wie zu erwarten, werden die Buccinum-ähnlichen Schalen bei den Columbelliden am häufigsten angetroffen, nicht nur innerhalb der Untergattung Mitrella, sondern auch unter Columbella s. str. Ich führe z. B. Columbella aspersa Sw. (Fig. 29) und Buccinum maculosum Lm. (Fig. 30) an. Der Bau des Mundes lässt wohl die Familienverschiedenheiten der beiden Arten sofort erkennen, um so ähnlicher ist indessen die Zeichnung der beiden Schalen.

Von größerer Bedeutung für den Nachweis homöogenetischer Ausbildung sind die Entwicklungsreihen der Columbelliden, welche zu Conus- und Strombus-ähnlichen Formen führen. Ich habe mich darauf beschränkt je eine Art abzubilden, die Tafeln IV und VII im III. Bd. 1 d bringen indessen eine größere Anzahl von Columbellenformen, die man ohne Weiteres für kleine Strombus-Arten halten möchte. Eine der auffallendsten ist Columbella (Strombina) dorsata Sow. (Fig. 31), die in ihrem Zeichnungsmuster dem Strombus canarium L. (Fig. 32) sehr nahe steht. Die Schale selbst gleicht allerdings mehr den hochgewundenen Strombus-Formen mit mäßig erweiterter Lippe. Auf Taf. IV, Fig. 3, 4 möchte ich besonders auf C. (Strombina) recurva Sow. aufmerksam machen, deren Schale sogar bis auf die Skulptur dem Strombus urceus ähnlich sieht.

Die Conus-artigen Vertreter der Untergattung Meta der Columbelliden tragen wie C. philippinarum Reeve (Fig. 33) mehr oder weniger breite Zickzack-Querbinden, welche sich bei einigen Arten zu Netzzeichnungen vereinigen. So entsteht die Zeichnung von Columbella cedo-nulli Reeve (Fig. 34), welche etwa derjenigen des gleichnamigen Conus entspricht. Die Ähnlichkeit der Columbella dupontiae Kiener (Fig. 36) mit Conus ist so groß, dass dieselbe Art im Conchylienkabinet einmal unter Conus und einmal unter Columbella aufgeführt wird (Bd. III, 1 d, Taf. LXX, Fig. 11, 12, p. 182 und Bd. IV, 2).

Auf Taf. XXVII, Bd. III, 1 d, Fig. 6, 7 findet sich eine conusförmige Columbella abgebildet, welche sich besonders durch einen lang ausgezogenen Pteroceras-ähnlichen Flügel auszeichnet. In derselben Weise bildet sich die Mündung auch in anderen Familien

um, z. B. bei Turbinella cassiformis Kiener (Bd. III, 3, Taf. IX, Fig. 10, p. 44).

Wir treffen unter den Columbelliden auch Mitra-ähnliche Gehäuse, sowohl glatte Formen: C. (Atilia) fulgida Reeve (Bd. III, 1 d, Taf. XIX, Fig. 17, 18, p. 135) und M. crenifera Lm. (Bd. V, 2, Taf. XVII*c*, Fig. 10, p. 126), als auch solche mit Querskulptur, mit Querwülsten, wie C. (Atilia) hotessieri d'Orb. (Bd. III, 1 d, Taf. XXXIV, Fig. 4, p. 252) und Mitra crispata Schmidt (Bd. V, 2, Taf. XVII*b*, Fig. 5, 6, 10, p. 115). Während bei diesen Columbella-Arten eine ausgesprochene Entwicklungsrichtung nach den typischen Formen der Gattung Mitra hin besteht, finden sich andererseits bei Mitra einzelne Arten, in welchen die gethürmte Mitra-Schale die gedrungene Columbella-Gestalt angenommen hat. Ich nenne nur Mitra leucozona Küster (Bd. V, 2, Taf. XVII, Fig. 9, 10, 11, p. 104) und deren Verwandte, die der C. (Eugina) zatricium Melvill (Bd. III, 1 d, Taf. XXXIII, Fig. 15, p. 250) vollkommen entspricht. Auf Taf. XIV, Bd. V, 2 ist in Fig. 17, 18, 19 die Mitra cancellarioides Ant. (p. 79) abgebildet, welche auch in der Skulptur der C. (Eugina) monilifera Pease (Bd. III, 1 d, Taf. XXXIII, Fig. 4, p. 245) sehr ähnlich ist. Schließlich sei noch erwähnt, dass einzelne Columbella-Arten durch ihre Skulptur sowie durch die Gestalt ihres Gehäuses den Purpuriden nahe stehen; man vgl. Murex cristatus Brochi (Bd. III, 2, Taf. XXXII, Fig. 1—3) und C. (Eugina) pulchra Reeve (Bd. III, 1 d, Taf. XXXV, Fig. 15, 16, p. 269).

Zusammenfassung.

Auch innerhalb der Familie der Columbelliden ist, wie wir sehen, die Höhe der Gewinde und damit der Habitus der Schalen sehr veränderlich. Allerdings bewegt sich die Schalenhöhe in viel engeren Grenzen, als es in den übrigen Familien beobachtet wurde. Turritella- oder Cerithium-ähnliche Formen finden sich nicht, die höchst gewundenen Columbellen gleichen den schlanken Vertretern der Familien Mitra und Strombus, die gedrungenen Formen haben Conus-Gestalt. Charakteristisch sind die Entwicklungsrichtungen in der Bildung des Mundes und in der Gestaltung der Zeichnung, und es ist interessant, dass auch hier Schalenform, Lippenbildung und Zeichnung häufig auf derselben Entwicklungsstufe zusammentreffen, wie wir es bei Strombus- bezw. Conus-Arten beobachten.

Allgemeine Zusammenfassung und Schlussfolgerung.

Ich habe in der vorstehenden Übersicht an vereinzelten Beispielen nachzuweisen versucht, wie auf Grund unabhängiger Entwicklungsgleichheit in verwandtschaftlich weit von einander entfernten Gastropoden-Gruppen Schalenformen zu Stande kommen können, die häufig bis auf wenige Unterschiede vollkommen identisch erscheinen. Derartige homöogenetische Formen treten in den seltensten Fällen unvermittelt innerhalb einer Familie auf; gewöhnlich sind dieselben durch Übergänge mit der für die Familie typischen Gehäuseform verbunden und stellen sich als Endprodukte gleichgerichteter Entwicklungsreihen dar.

Sehr oft hält die Entwicklung der Schalenzeichnung und Skulptur gleichen Schritt mit derjenigen der Schalenform, häufig gestaltet sich sogar die im Allgemeinen für die einzelnen Familien charakteristisch bleibende Mündung bei ganz fernstehenden Arten in gleicher Weise um, indem sie sich von der ganzen Gehäuseform in hohem Maße abhängig zeigt.

Die Anzahl der Entwicklungsrichtungen, die innerhalb einer Familie angetroffen werden, ist, wie wir sahen, sehr verschieden, auch erreichen die der Umbildung unterworfenen Arten nicht überall gleich hohe Endstufen in ihrer Entwicklung. Große Variabilität zeigt z. B. die Familie der Melaniiden, und deren Vertreter weisen gleichzeitig die größten Extreme in ihrer Gehäusebildung auf, indem sie sich einerseits zu hochgewundenen stark skulptirten Cerithium-ähnlichen Schalen umbilden, andererseits niedere weitgewundene, mit einfachen Längsleisten versehene Nerita-ähnliche Schalen darstellen. Große Beständigkeit sowohl in der Schalenform als auch in der Skulptur finden wir bei Conus; in Form, Skulptur und Zeichnung bei Terebra. Auch die Vertreter der Familien der Olividen und Cypraeiden weichen nicht erheblich von den ihnen eigenthümlichen Gehäuseformen ab. Im Allgemeinen schlagen die Familien mit schlanken, gethürmten Schalen (z. B. Cerithium, Terebra, Turritella etc.) unter einander ähnliche Entwicklungsrichtungen ein, so dass wir Terebra- oder Turritella-ähnliche Cerithien erhalten. Dasselbe gilt für diejenigen Familien, deren Vertreter gedrungene, weitgewundene, niedere Gewinde besitzen; viel seltener ist es, dass, wie bei den Melaniiden, beide Extreme neben einander vorkommen.

Wie zu erwarten, bieten die artenreichsten und am weitest verbreiteten Familien den größten Formenreichthum dar. Gruppen,

die auf engere Gebiete beschränkt sind, weichen viel weniger von der ihrer Familie eigenen Grundform ab (Oliva, Conus). Die Entstehung gleichartiger Gehäuseformen innerhalb der verschiedenen Gastropodenfamilien ist nicht auf die Wirkung der Auslese, wie es mimetische Gestaltung voraussetzen würde, zurückzuführen. Mimikry ist in den vorliegenden Fällen vollkommen ausgeschlossen, da die Träger der einander ähnlichen Gehäuse gewöhnlich nicht zusammen vorkommen. Es muss vielmehr angenommen werden, dass die Entwicklungsrichtungen der Gastropodengehäuse durch die Konstitution bedingt sind und von den umgebenden Verhältnissen beeinflusst werden, so dass verschiedene Beschaffenheit der Organismen durch die Einwirkung entgegengesetzter äußerer Verhältnisse eben so gut zu gleichartigen Gestaltungen führen kann, wie die Entwicklung gleichartiger verwandter Wesen unter analogen Bedingungen.

So lange wir über die biologischen Verhältnisse der Meeresschnecken nicht eingehender orientirt sind, als es heute der Fall ist, dürfte es natürlich schwer sein die Frage zu entscheiden, wie weit bei der Gehäusebildung der Mollusken eine solche Beeinflussung durch äußere Faktoren reicht. Für unsere Land- und Süßwassermollusken hat Clessin (Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, 53. Jahrgang, 1897, p. 68) diesbezügliche Beobachtungen angestellt und ist zu dem Schluss gelangt, »dass alle Variationen, welche sich in der Schale unserer Mollusken ausprägen, durch die eigenartige Beschaffenheit der jeweiligen Umgebung bedingt sind«.

Wenn wir berücksichtigen, in welch nahem Zusammenhang die Beschaffenheit des Thieres mit seiner Schale steht, so gewinnen die beim Studium der Schalenumbildungen erhaltenen Ergebnisse noch wesentlich an Bedeutung. Die gesetzmäßige Umbildung der Molluskenschale setzt ein eben so gesetzmäßiges Abändern der diese Schale erzeugenden Theile des Organismus voraus, in erster Linie der Form des Mantels, der Gestalt seiner Oberfläche, seiner Anhänge etc. Da aber ferner die Gestalt des Mantels sowohl die Beschaffenheit der pallealen Organe als auch die Gestalt und Lagerungsverhältnisse der Eingeweide beeinflusst, so muss einer Abänderung in der Schalenform eine entsprechende Veränderung in den Organen des Eingeweidesackes vorausgehen und es wäre von großem Interesse für die Kenntnis der Artbildung bei den Mollusken, wenn festgestellt werden könnte, in wie weit mit der Schalenform innerhalb der einzelnen Gruppen Veränderungen in den morphologi-

schen Eigenschaften der Thiere verbunden sind. Die vorliegende Arbeit macht keineswegs den Anspruch auf Vollständigkeit. Sie konnte nur ein Bruchstück bleiben, da mir leider zu einer eingehenden Untersuchung das nöthige Material nicht zu Gebote stand. Ich glaube indessen, dass wir von den hier niedergelegten Gesichtspunkten ausgehend an der Hand vollständiger Sammlungen zu Resultaten kommen würden, die für die Kenntnis des systematischen Zusammenhangs der Formen und des Wesens der Artbildung nicht weniger wichtige wären, als die Studien, welche von EIMER für die Schmetterlinge gemacht worden sind.

Tübingen, im Februar 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XLIV.

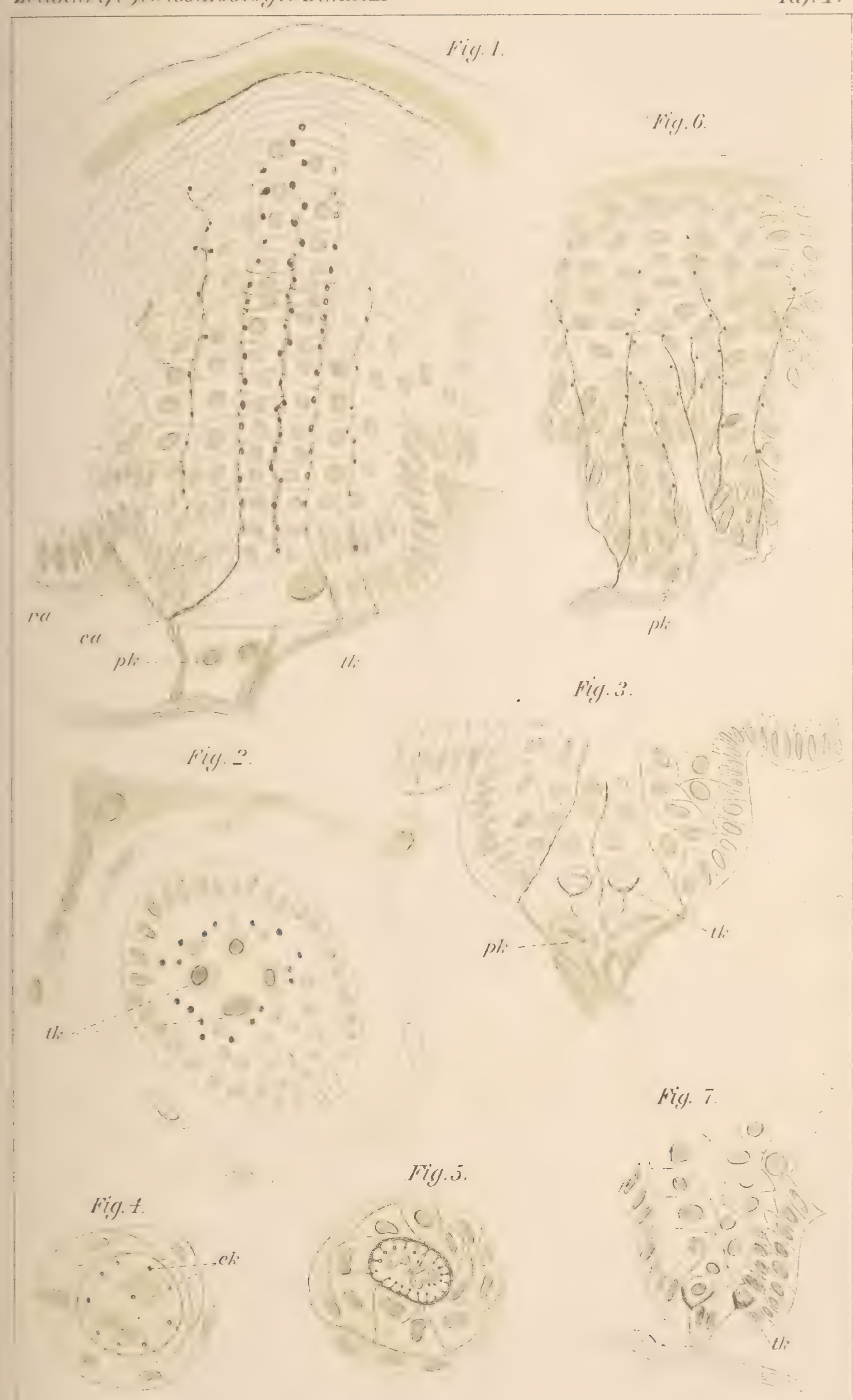
Fig. 1. Melania pantherina v. d. Busch.
Fig. 2. Terebra muscaria Lm.
Fig. 3. Terebra corrugata Lm.
Fig. 4. Melania spinata Godw.
Fig. 5. Potamides ebeninum Brug.
Fig. 6. Melania asperata Lm.
Fig. 7. Mitra pontificalis Lm.
Fig. 8. Melania cybele Gould.
Fig. 9. Doryssa macapa var. G. Moric.
Fig. 10. Cerithium (Pyrazus) sulcatum var. Born.
Fig. 11. Tanalia gardneri Reeve.
Fig. 12. Nerita exuvia L.
Fig. 13. Tanalia loricata var. erinacea Reeve.
Fig. 14. Ricinula horrida Lm.
Fig. 15. Purpura patula L.
Fig. 16. Turbo histrio Kien.
Fig. 17. Pleurotoma australis Roissy.
Fig. 18. Fusus tenuiliratus Dkr.
Fig. 19. Columbarium spinicinctum Martens.
Fig. 20. Murex martinianus Reeve.
Fig. 21. Fusus pagoda Lesson.
Fig. 22. Cassis abbreviata Lm.
Fig. 23. Cancellaria Reeveana Crosse.
Fig. 24. Cancellaria tuberculata Sow.

Tafel XLV.

Fig. 25. Turbo japonicus Reeve.
Fig. 26. Rissoina erythraea Phil.
Fig. 27. Rissoa cimex L.
Fig. 28. Mitra cancellaroides Ant.
Fig. 29. Columbella aspersa Sw.
Fig. 30. Buccinium maculosum Lm.
Fig. 31. Columbella (Strombina) dorsata Sow.
Fig. 32. Strombus canarium L.
Fig. 33. Columbella philippinarum Reeve.
Fig. 34. Columbella cedonulli Reeve.
Fig. 35. Conus speciosus Sw.
Fig. 36. Columbella dupontiae Kiener.

Die Zeichnungen sind nach MARTINI-CHEMNITZ Conchylienkabinet.

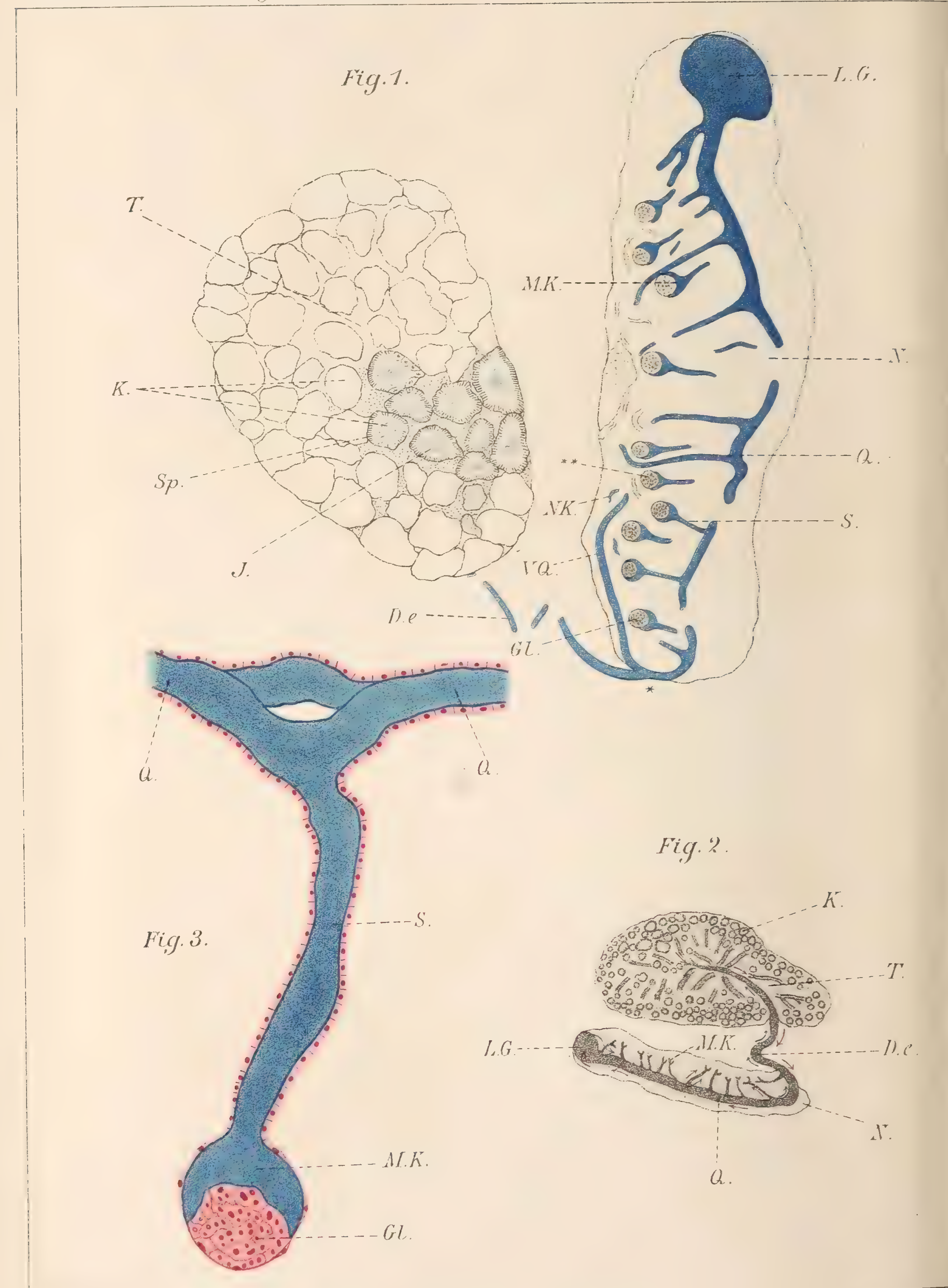
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

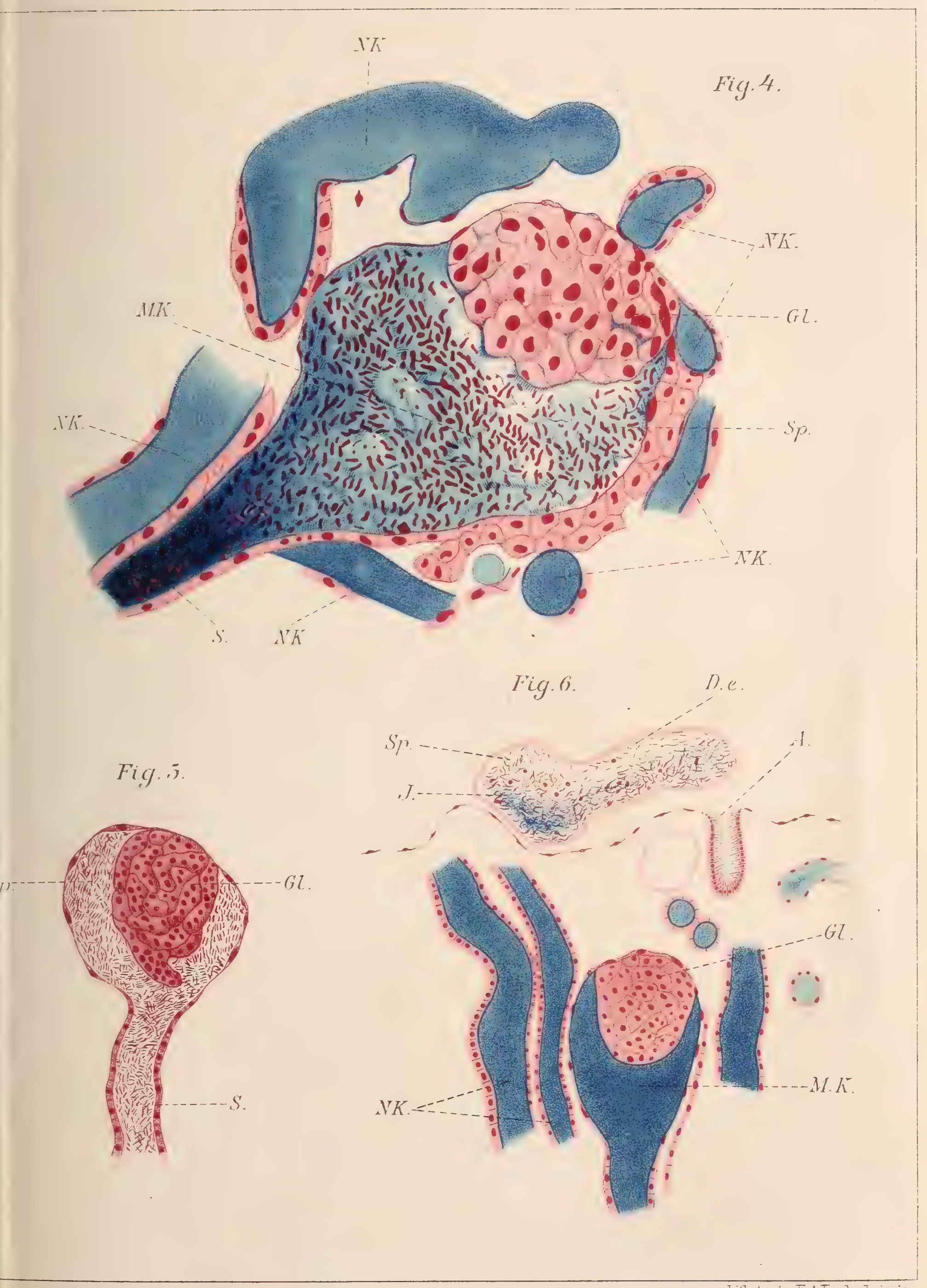


Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

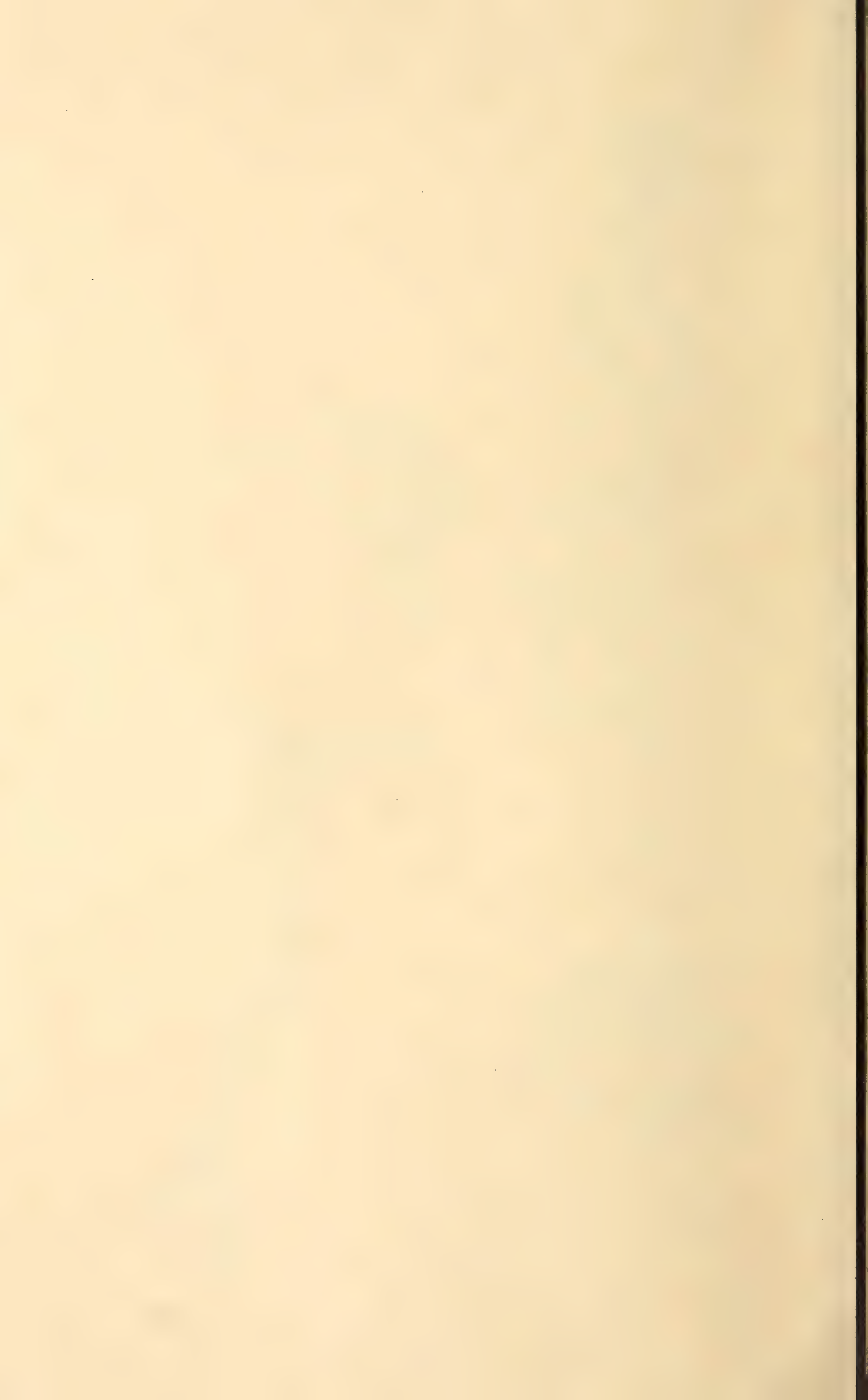


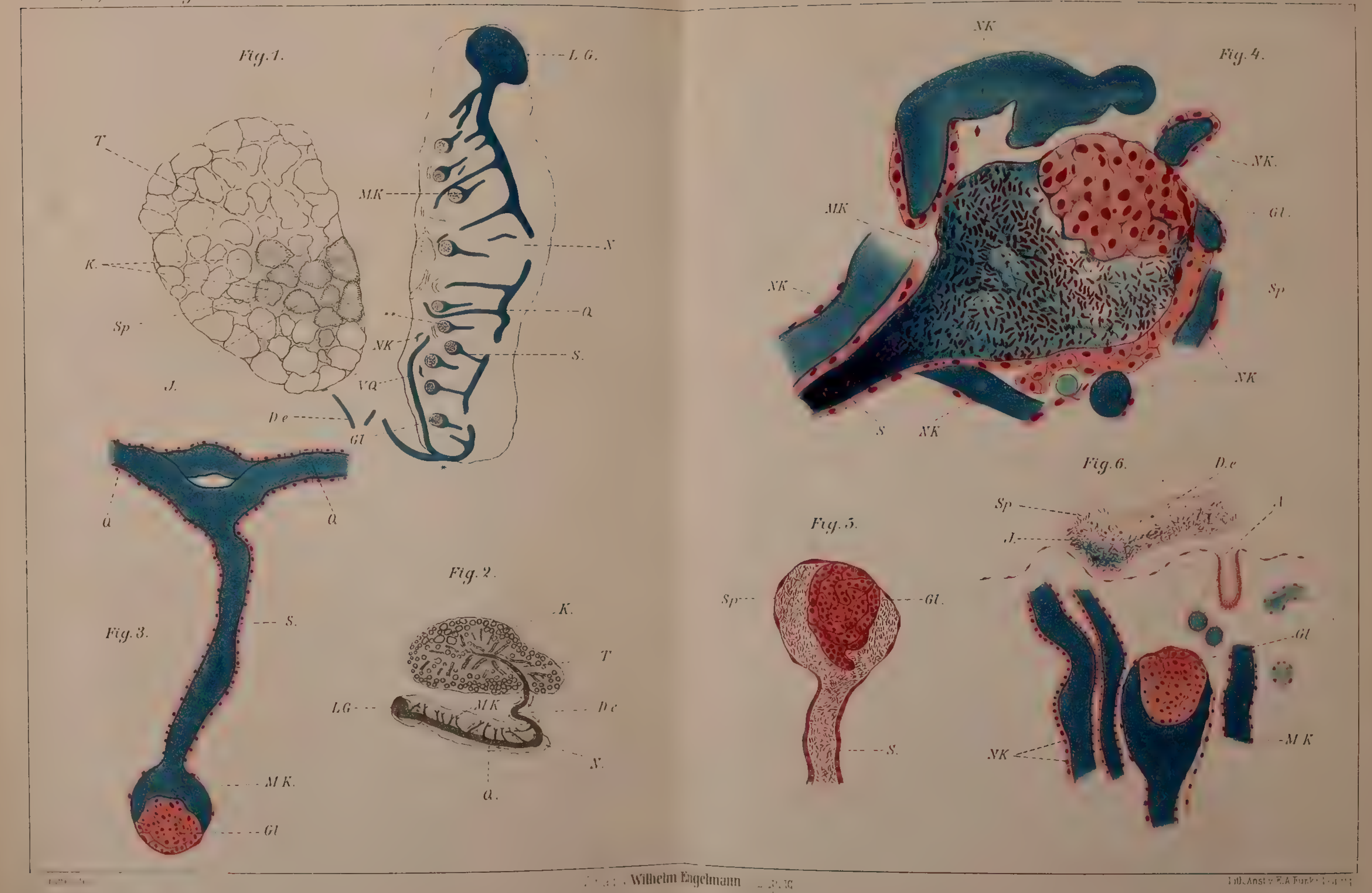



Fig. 1.
L.G.
T.
M.K.
N.
K.
O.
**
Sp.
NK.
S.
J.
VO.
D.e
Gl.
*
O.
O.
Fig. 2.
K.
S.
T.
Fig. 3.
L.G.
M.K.
D.e.
N.
O.
M.K.
Gl.



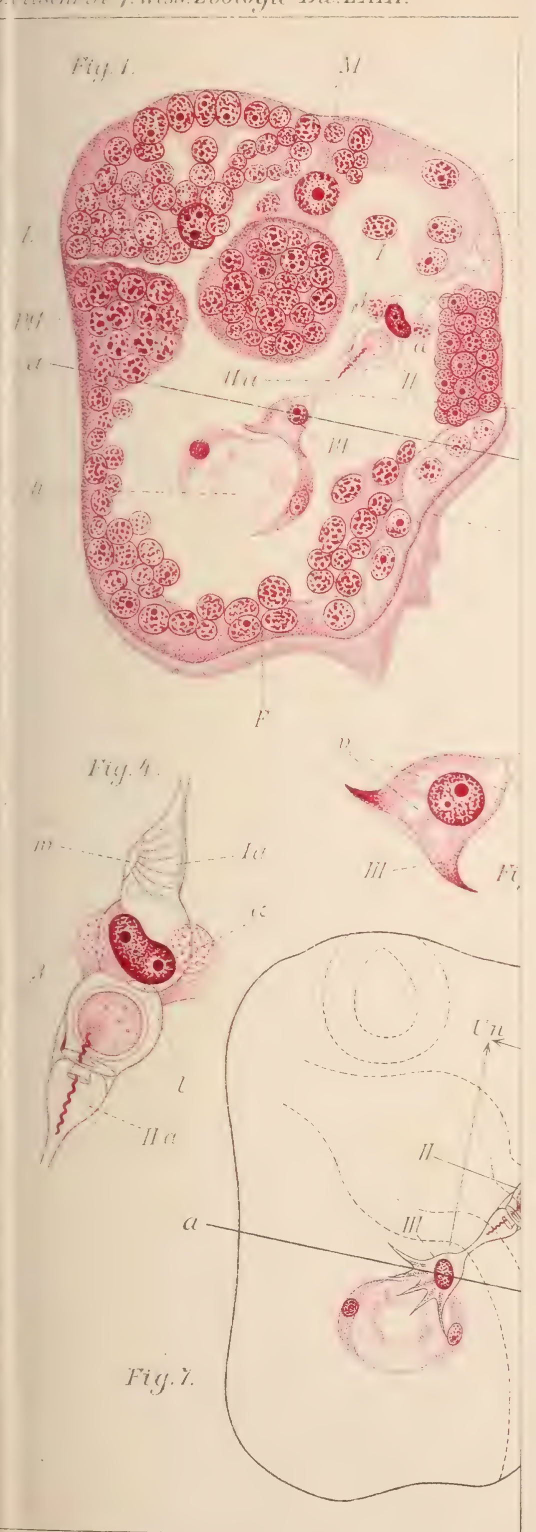
mn in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



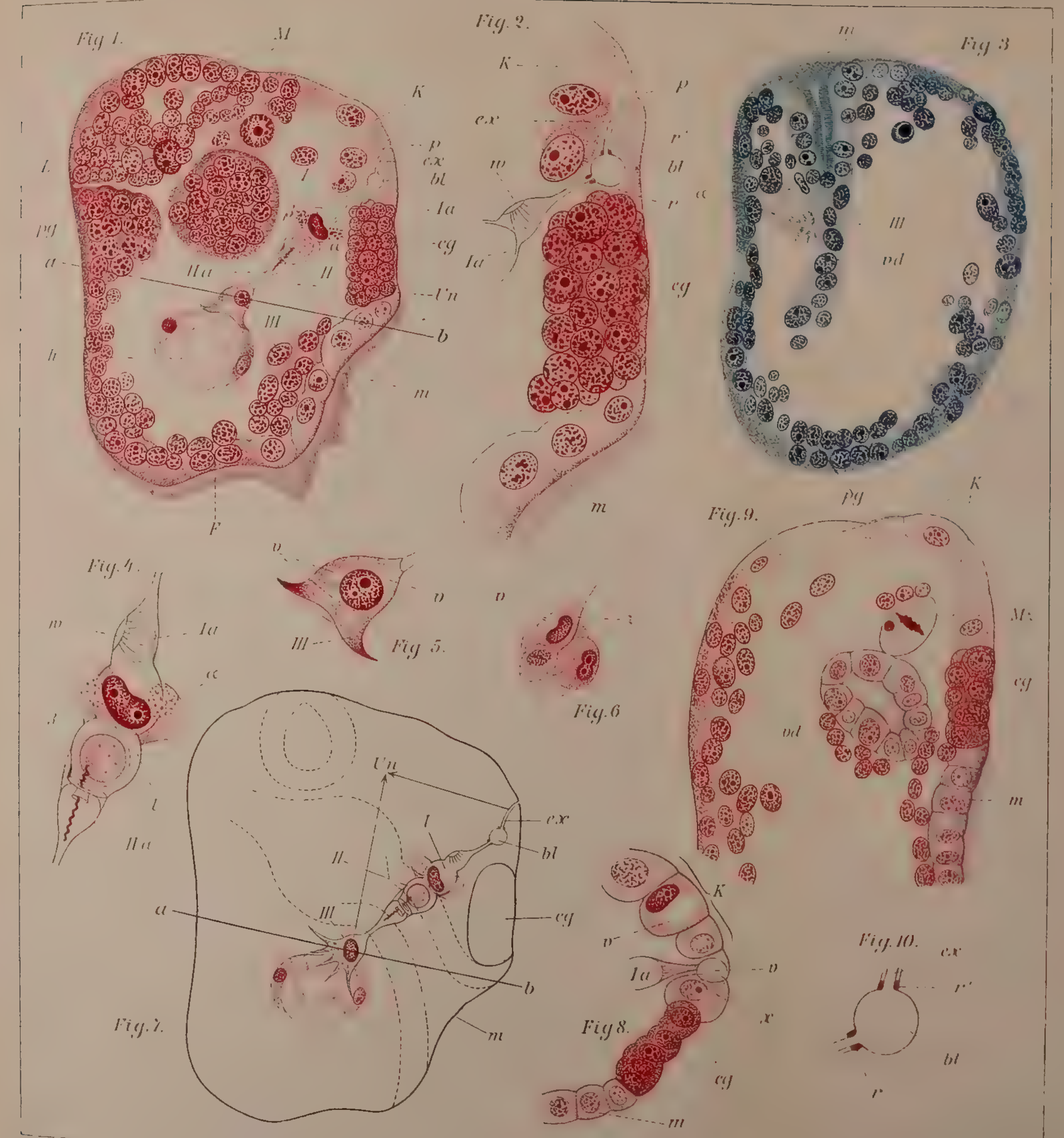


Wilhelm Engelmann




Fig. 1.
M
Fig. 4.
Fig. 7.
II a
II
III
Un
a

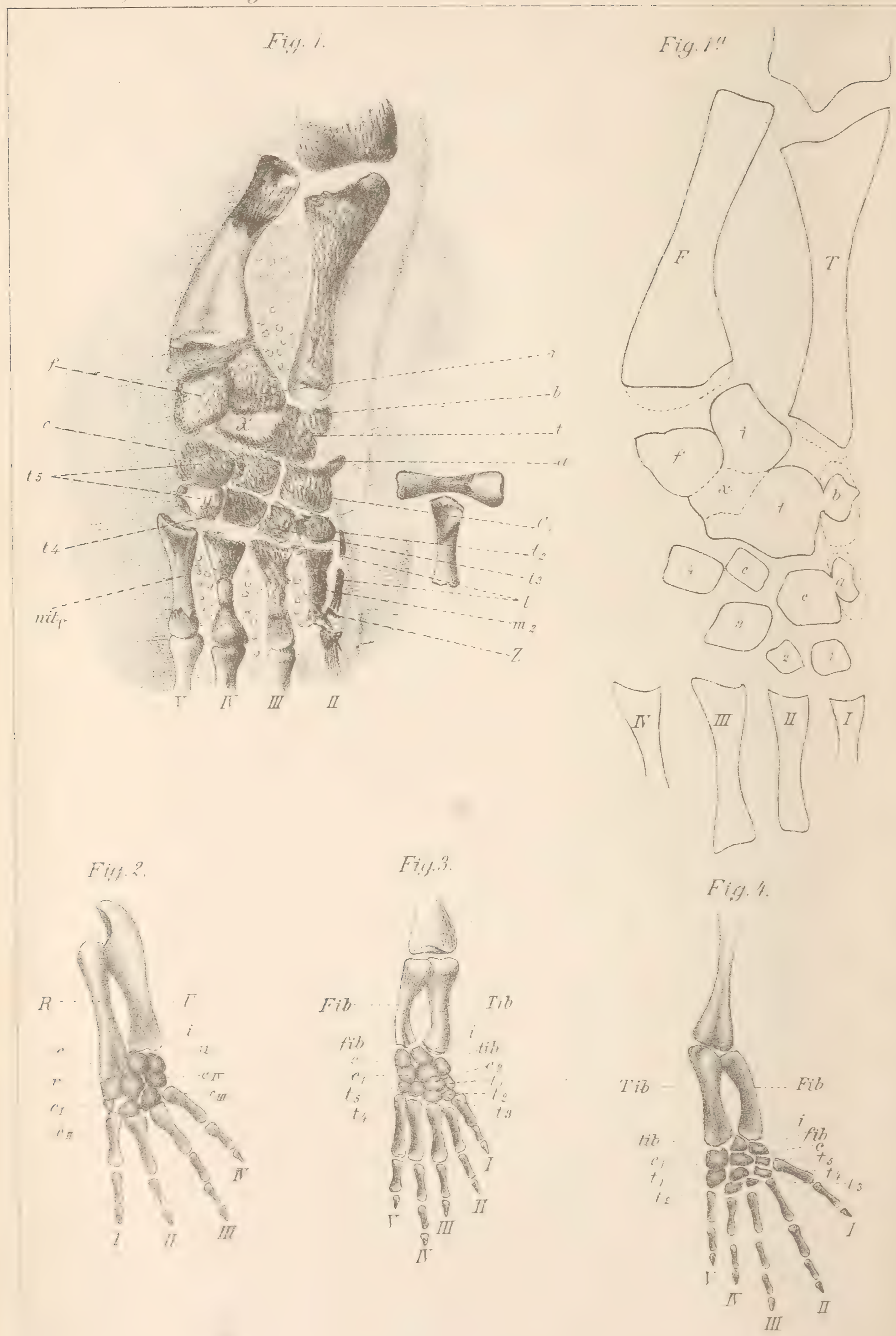


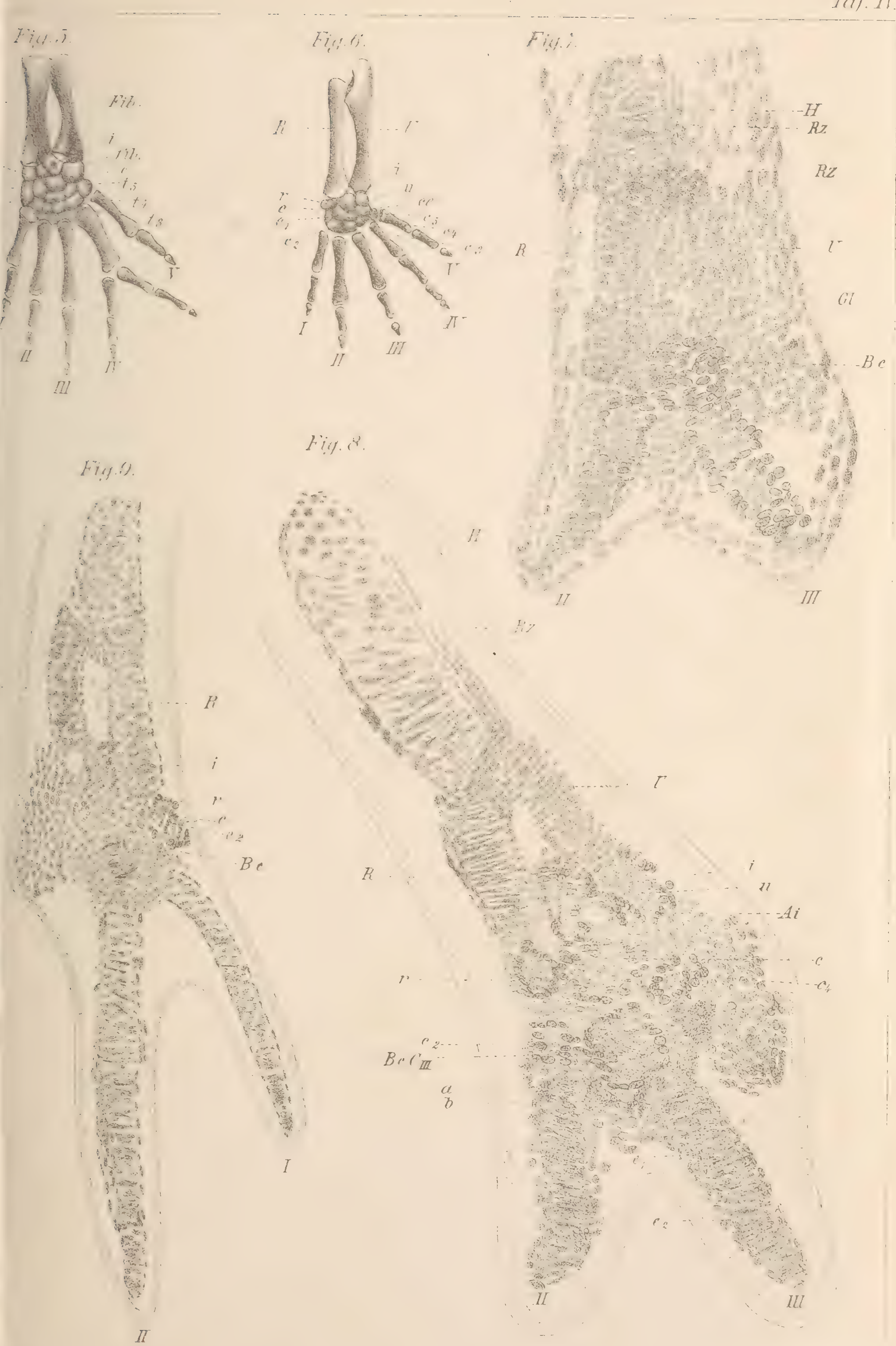


Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig






Fig. 1.
Fig. 1a
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fib
Tib
F
T


Fig. 5.
Fib.
V
I
II
III
IV
Fig. 6.
R
U
i
r
c
V
I
II
III
IV
Fig. 7.
H
Rz
Rz
U
Gl
Be
R
II
III
Fig. 8.
R
U
i
u
Ai
c
r
Be
a
b
II
III
Fig. 9.
R
i
r
c
Be
I
II

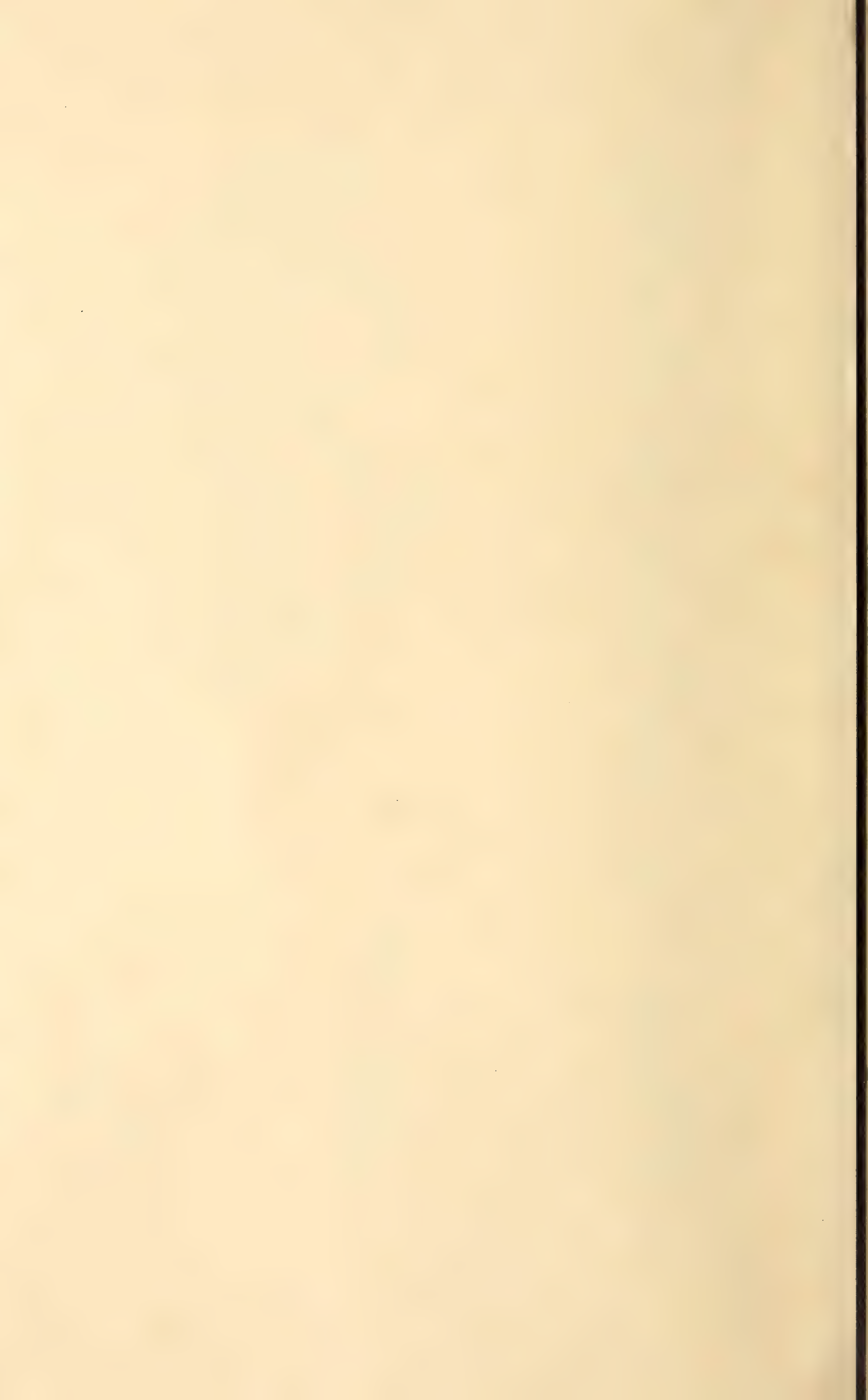


Fig. 1.

Fig. 1a.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

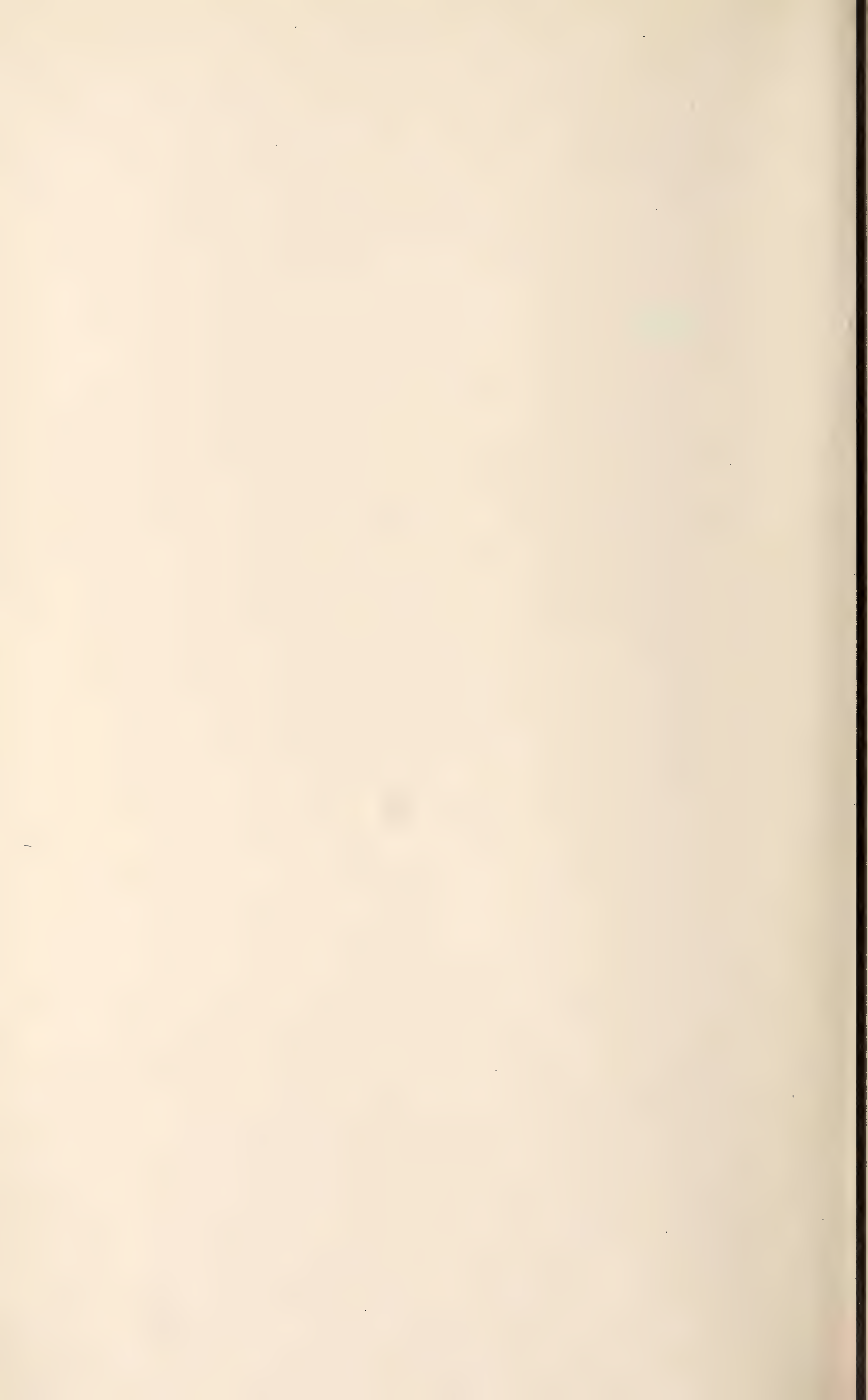
Fig. 6.

Fig. 7.

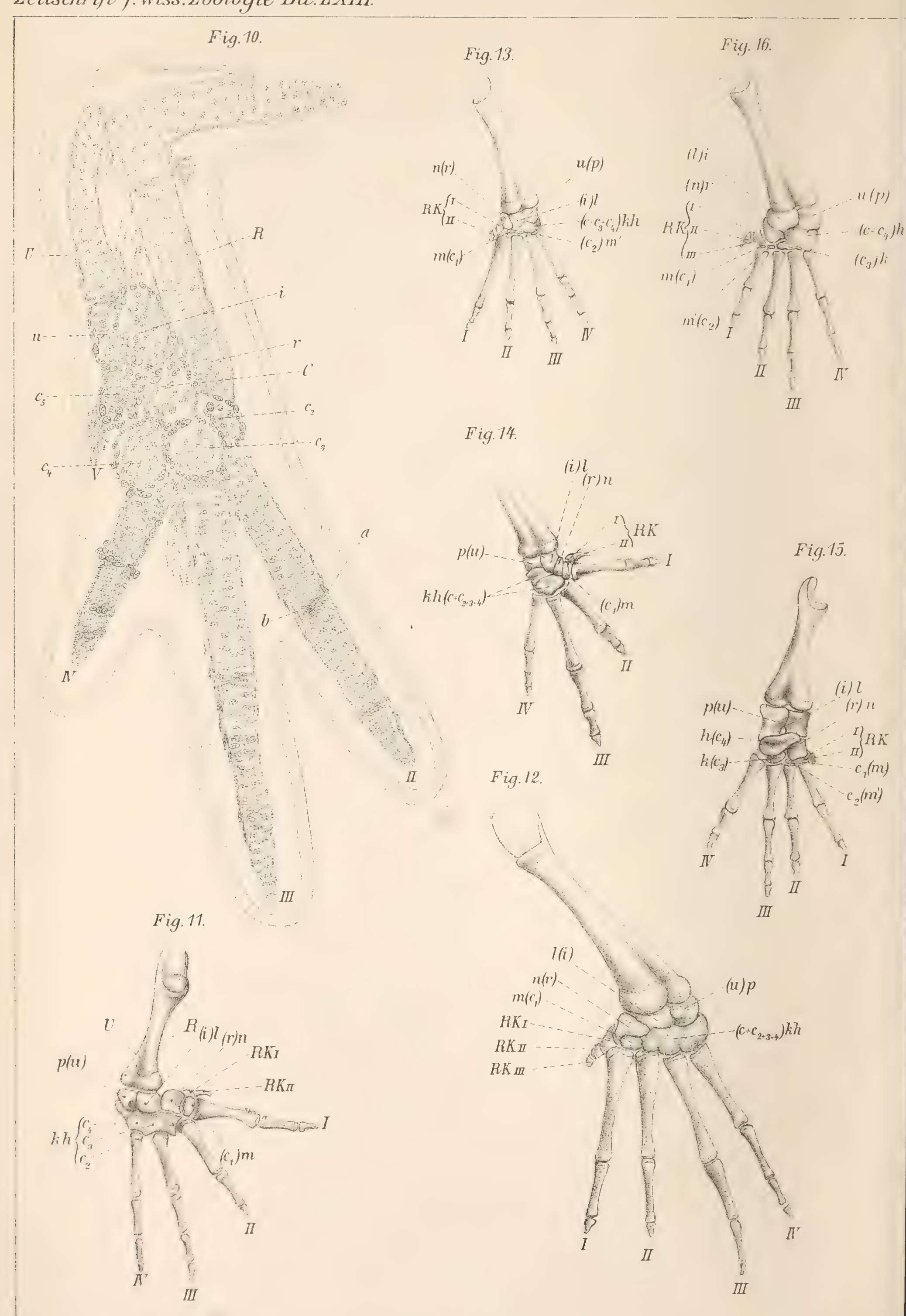
Fig. 8.

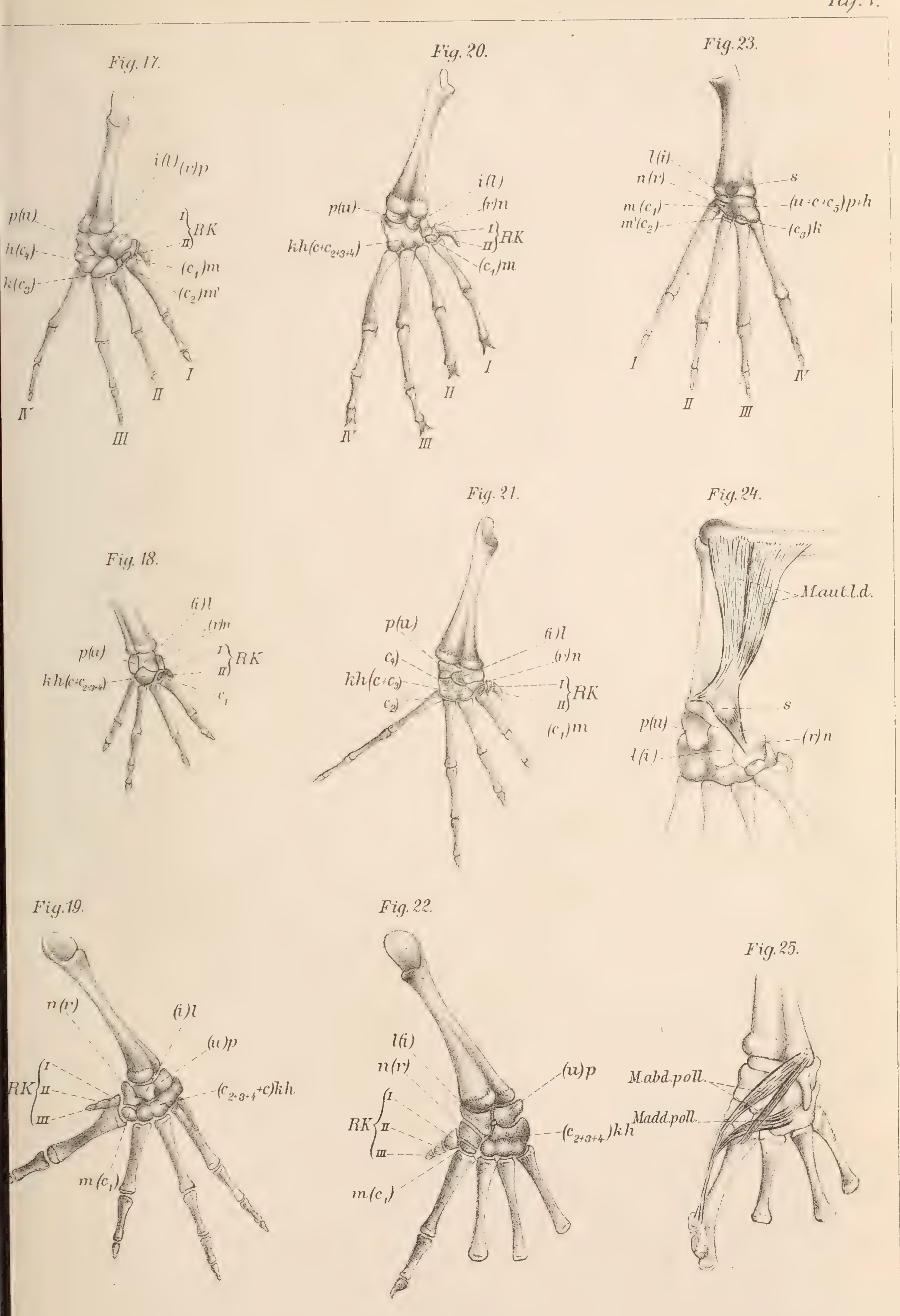
Fig. 9.

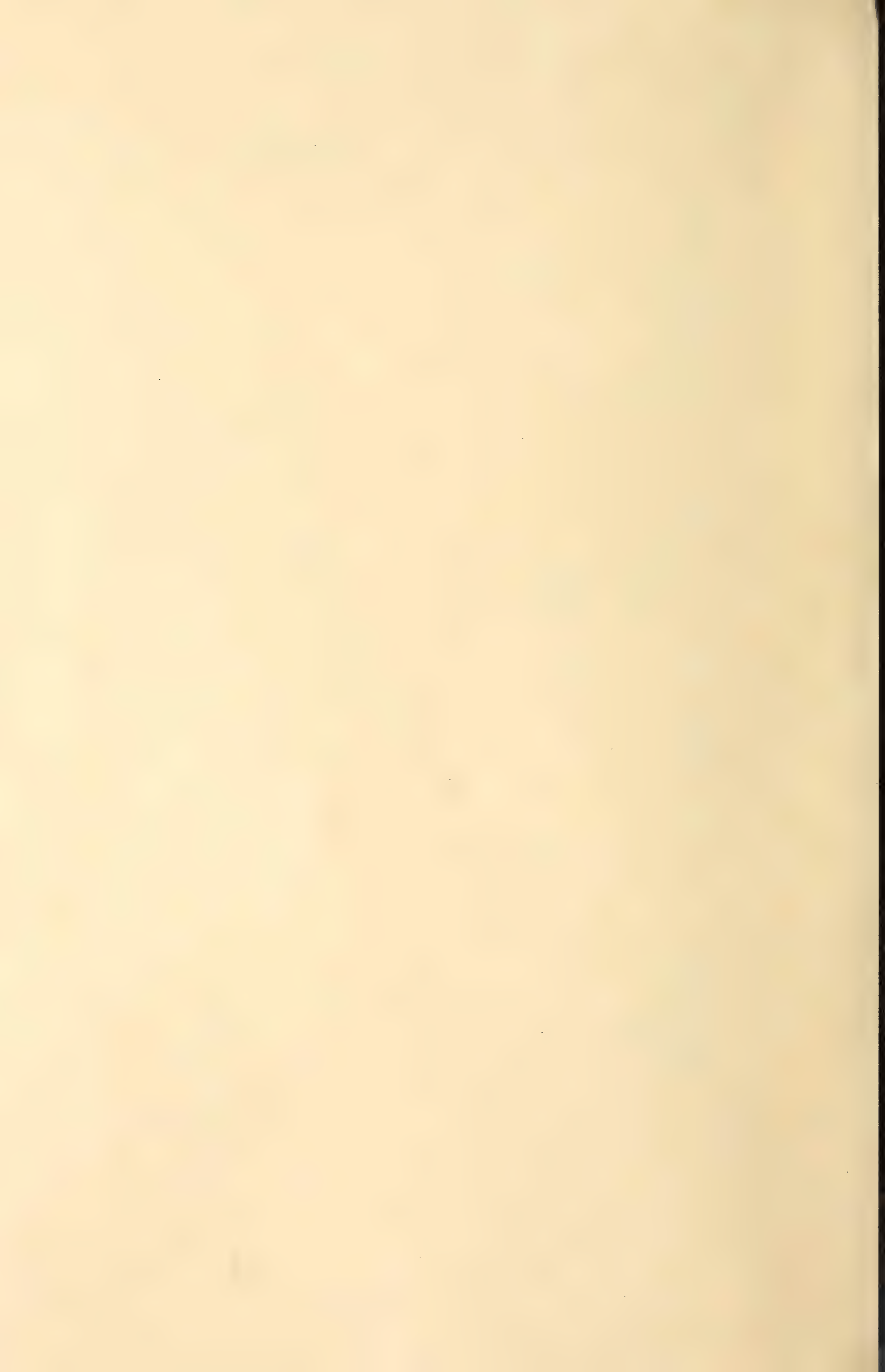
Verlag v. Wilhelm Engelmann Leipzig.

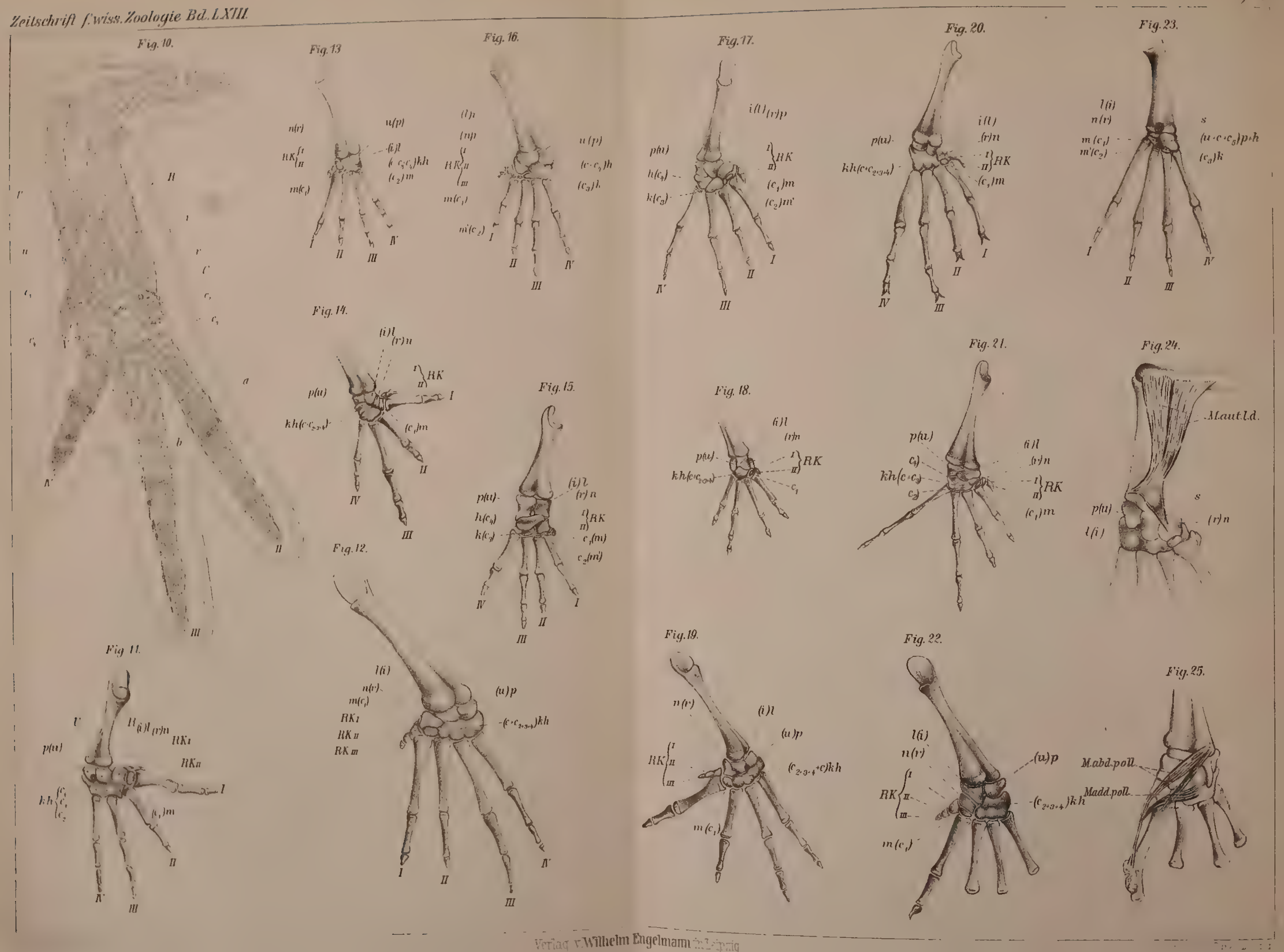





Fig. 10.
Fig. 13.
Fig. 16.
Fig. 14.
Fig. 15.
Fig. 12.
Fig. 11.

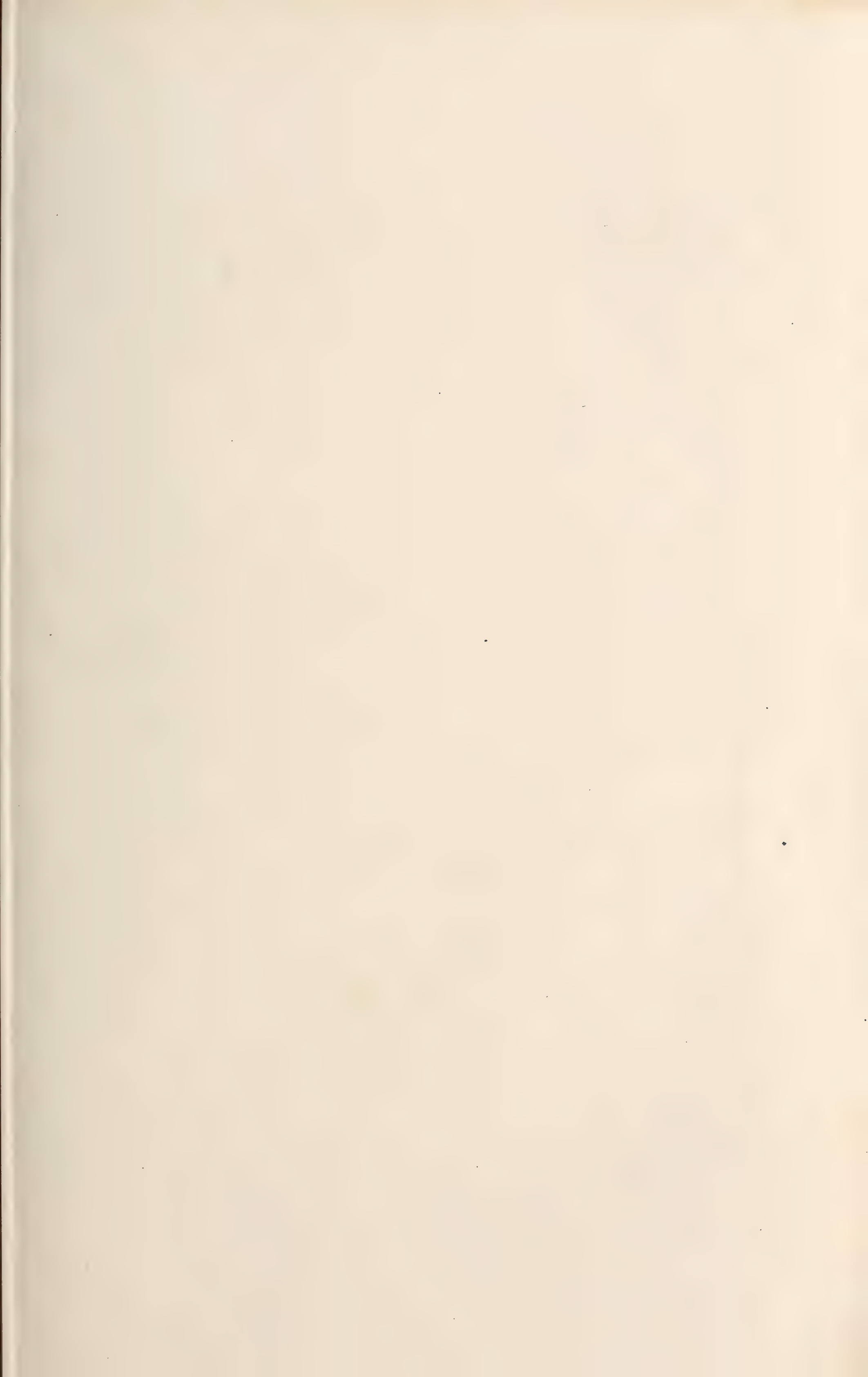

Fig. 17.
Fig. 18.
Fig. 19.
Fig. 20.
Fig. 21.
Fig. 22.
Fig. 23.
Fig. 24.
Fig. 25.
M.aut.l.d.
M.abd.poll.
M.add.poll.

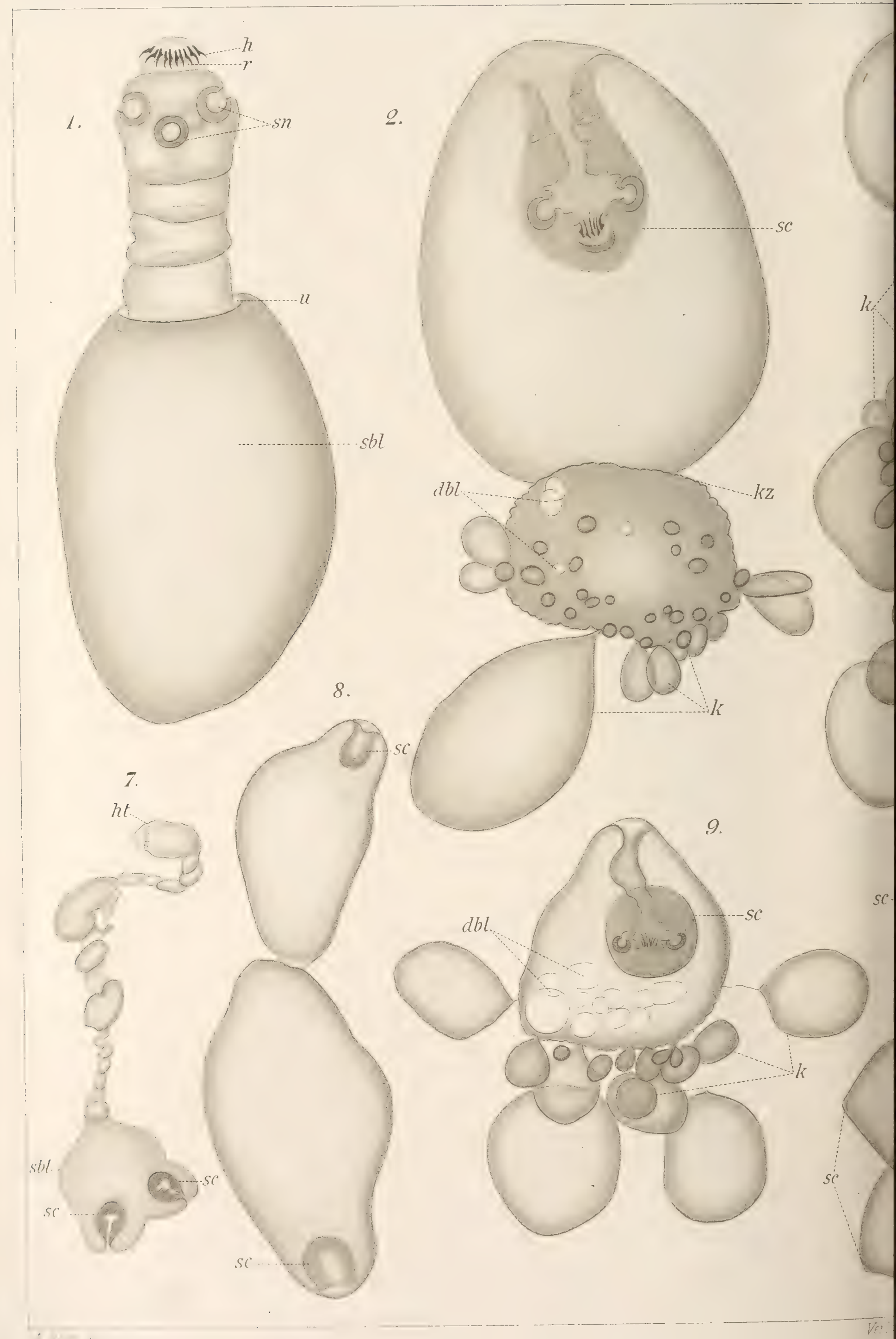


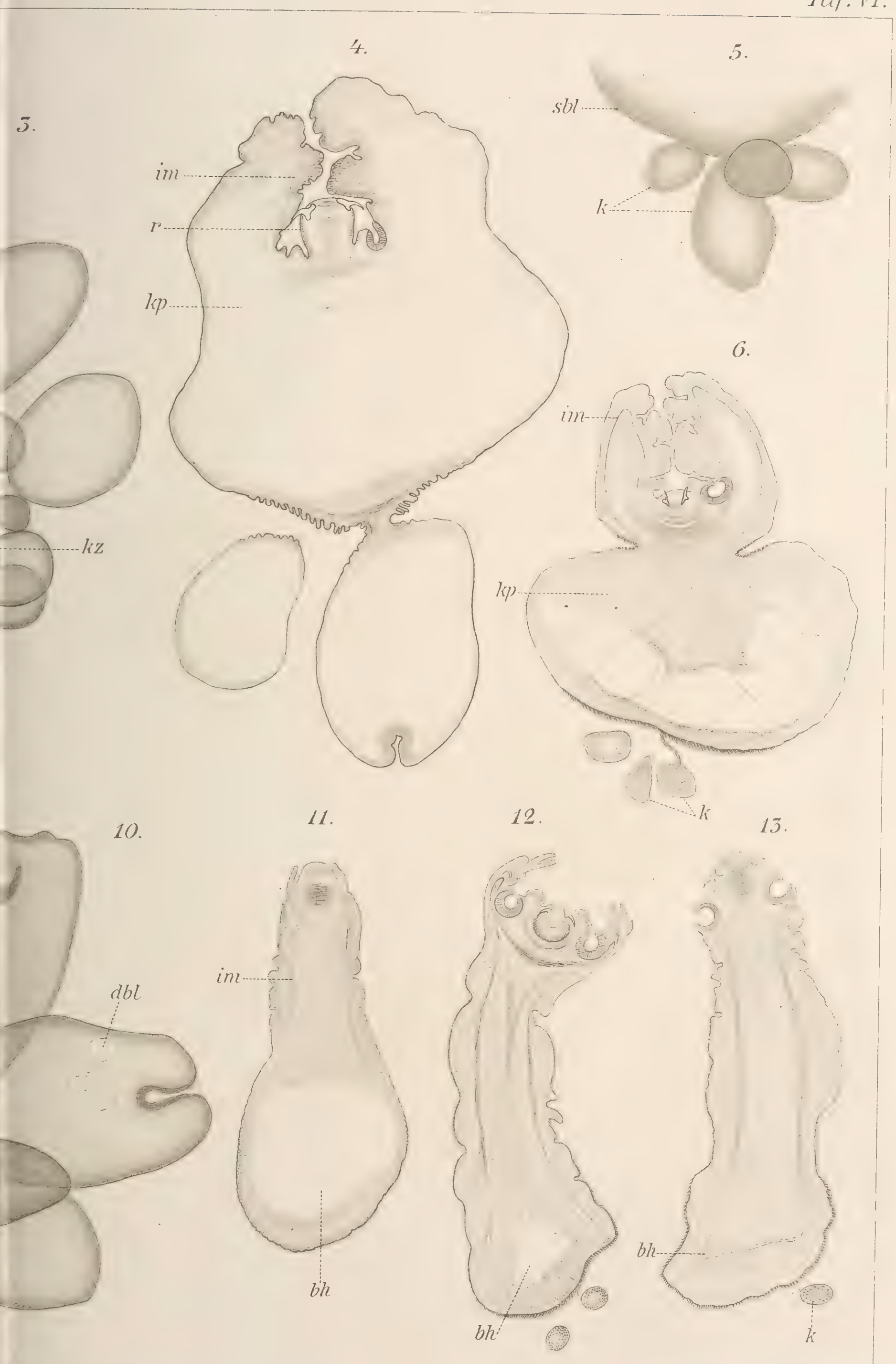


Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

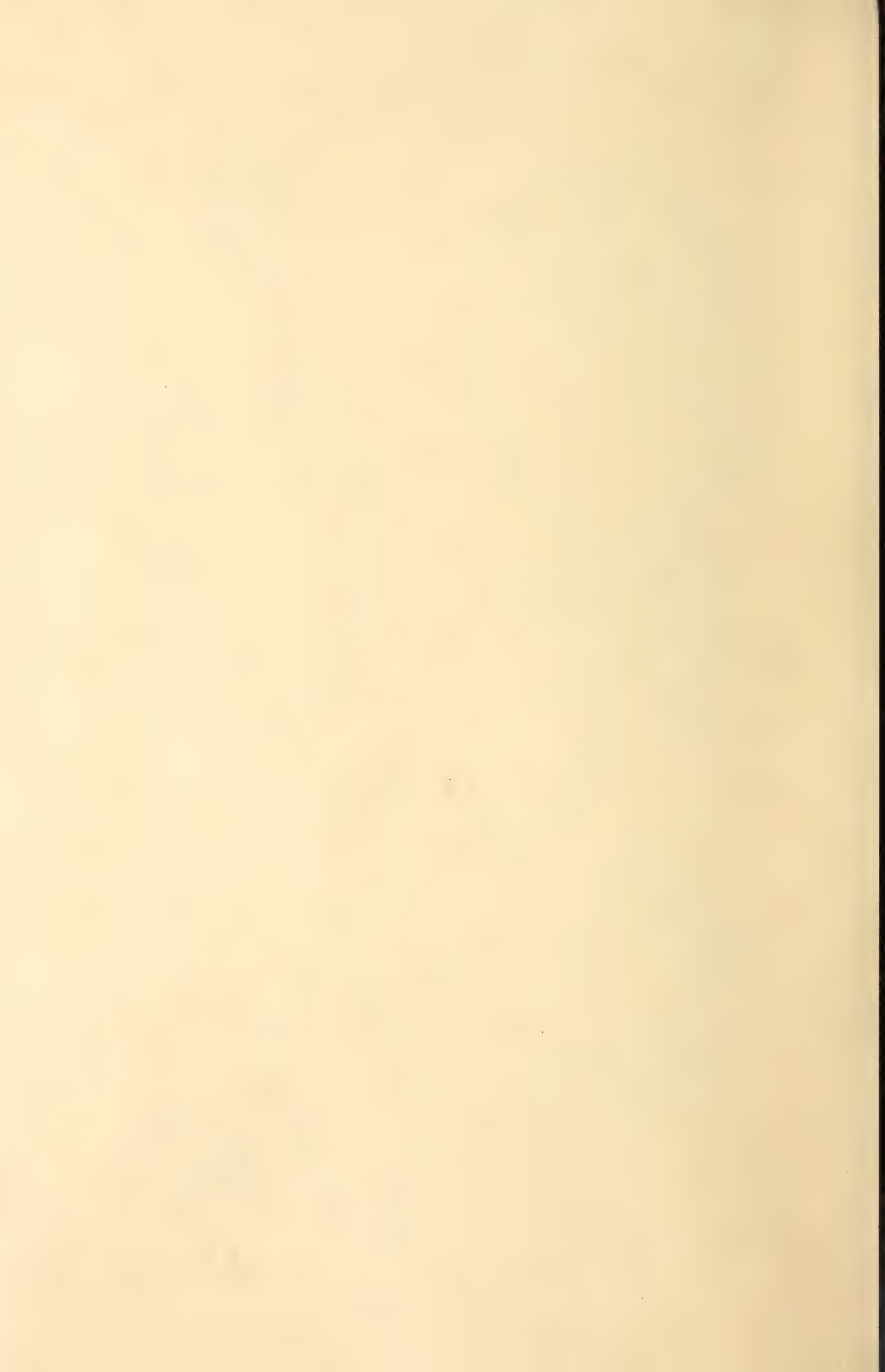




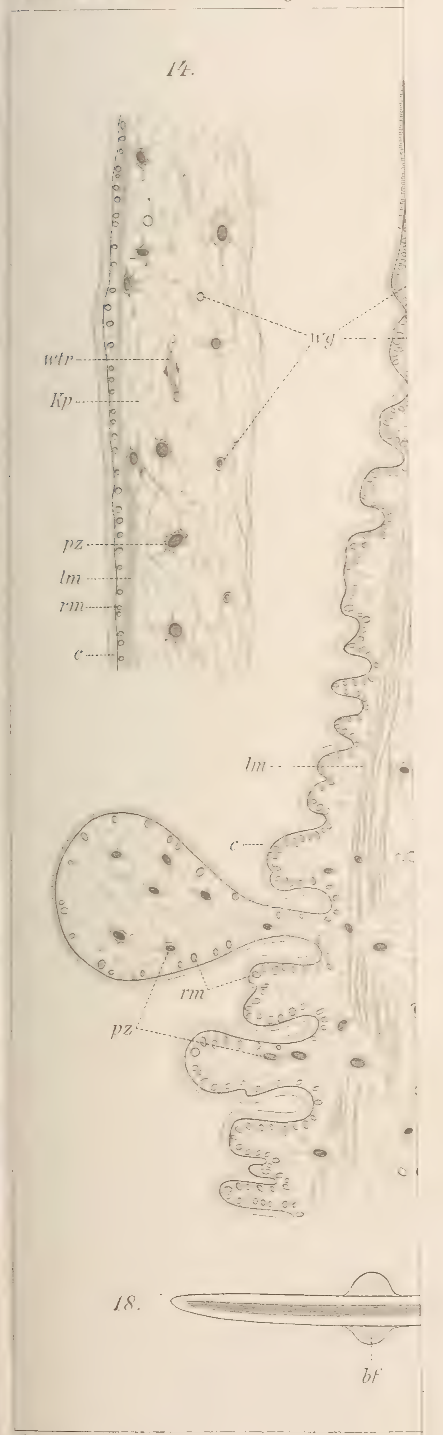

1.
h
r
sn
u
sbl
2.
sc
kz
dbl
k
8.
sc
7.
ht
sbl
sc
sc
sc
9.
sc
dbl
k
sc
sc
k



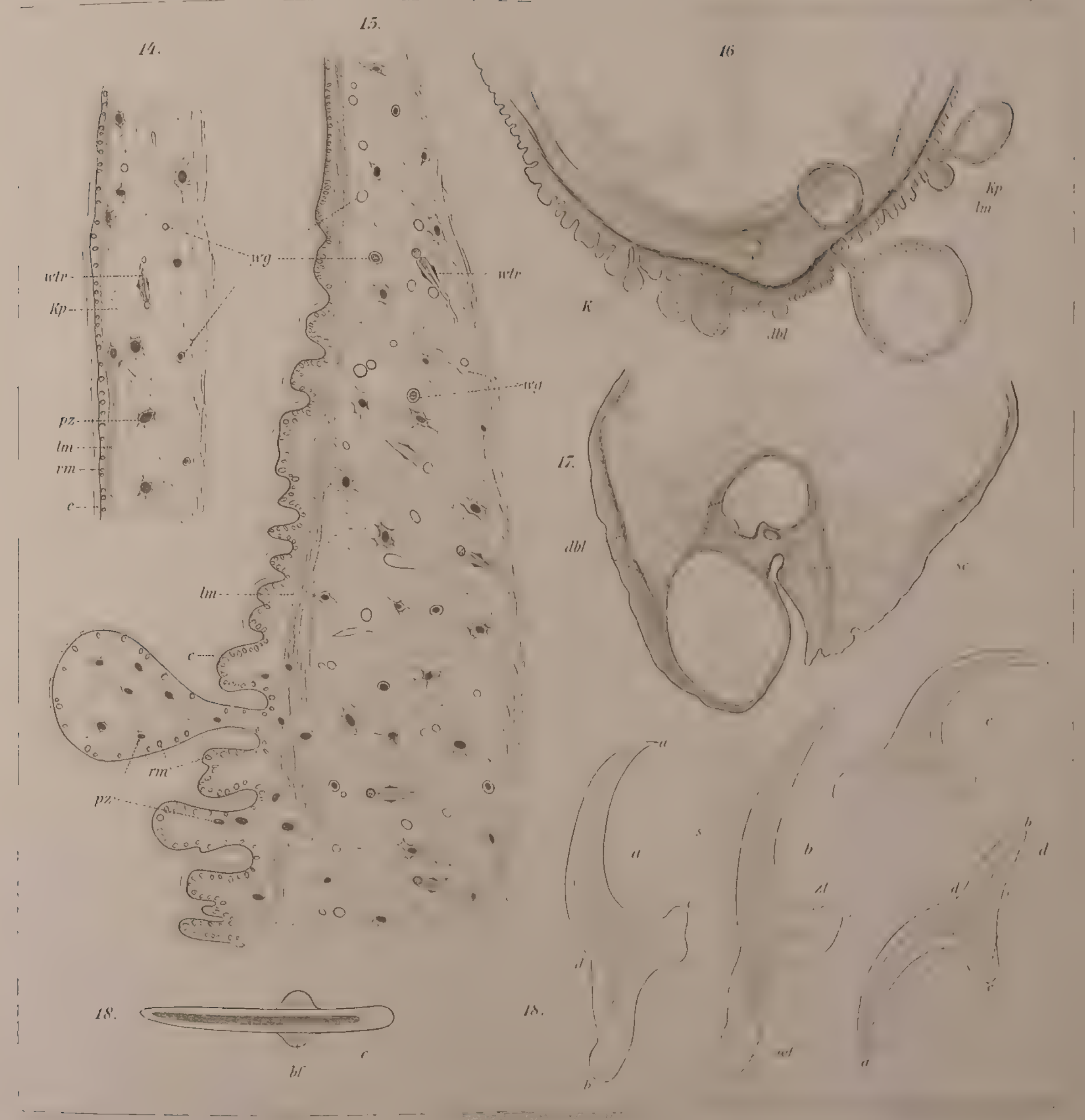
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt M.

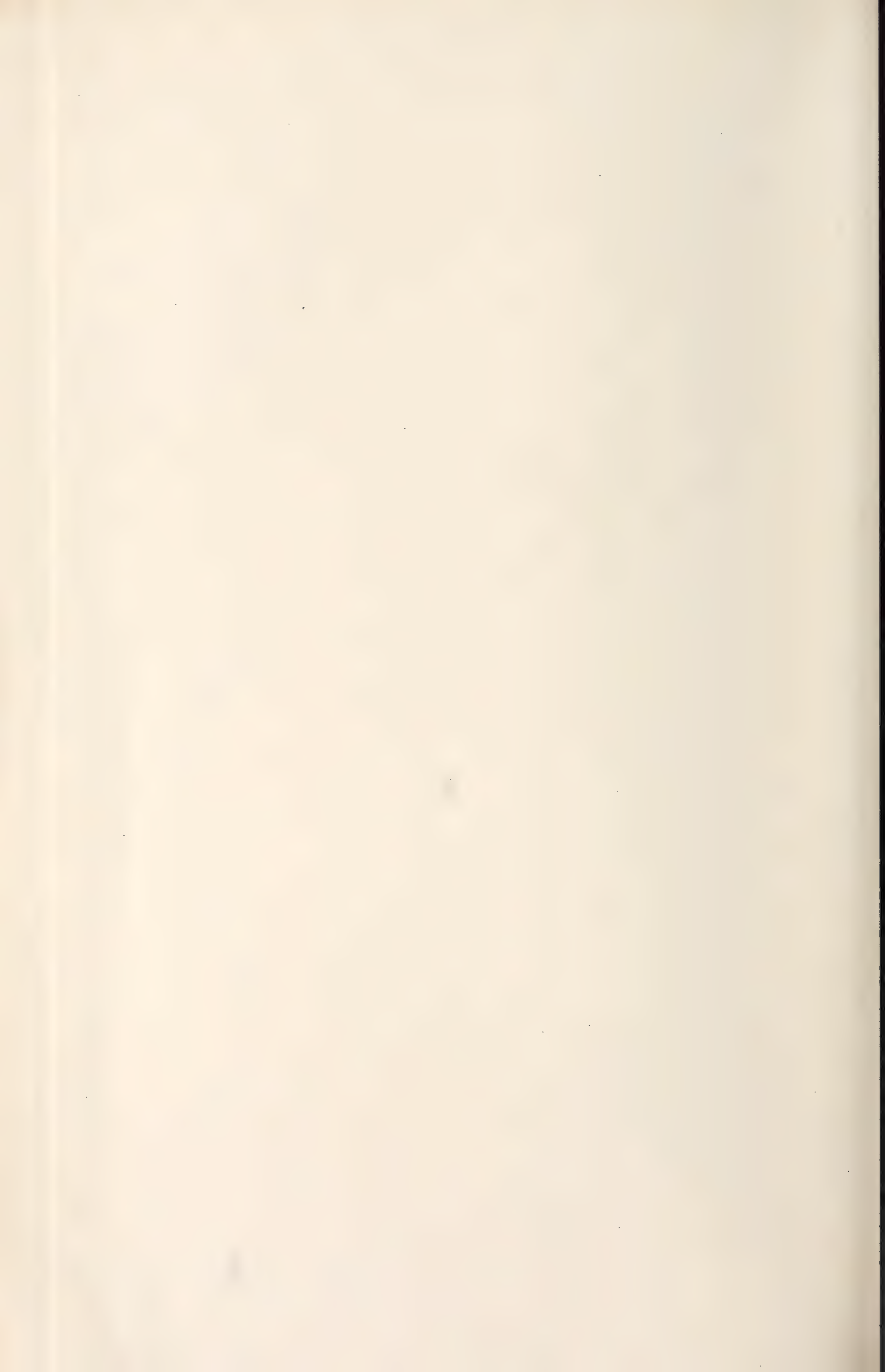


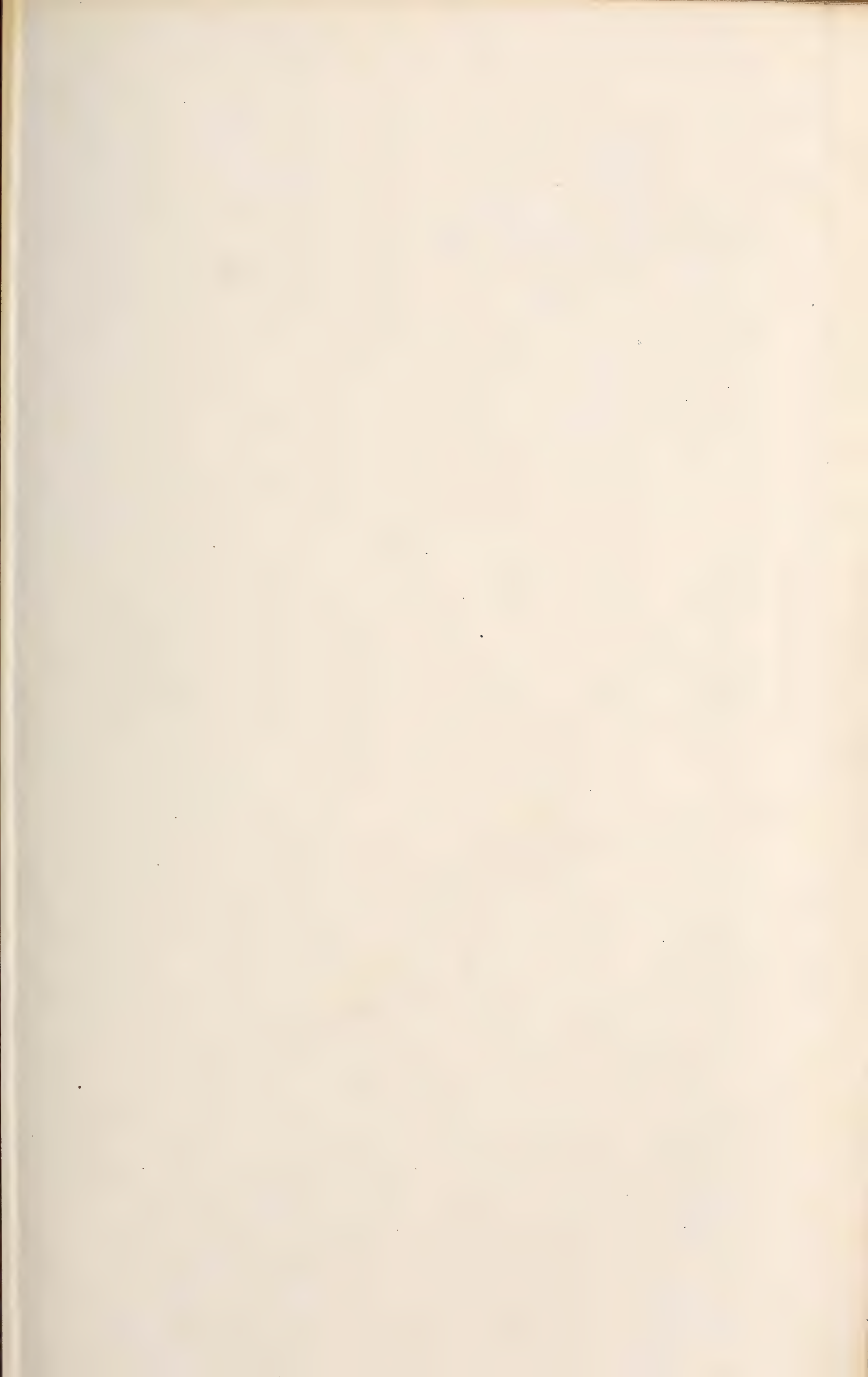


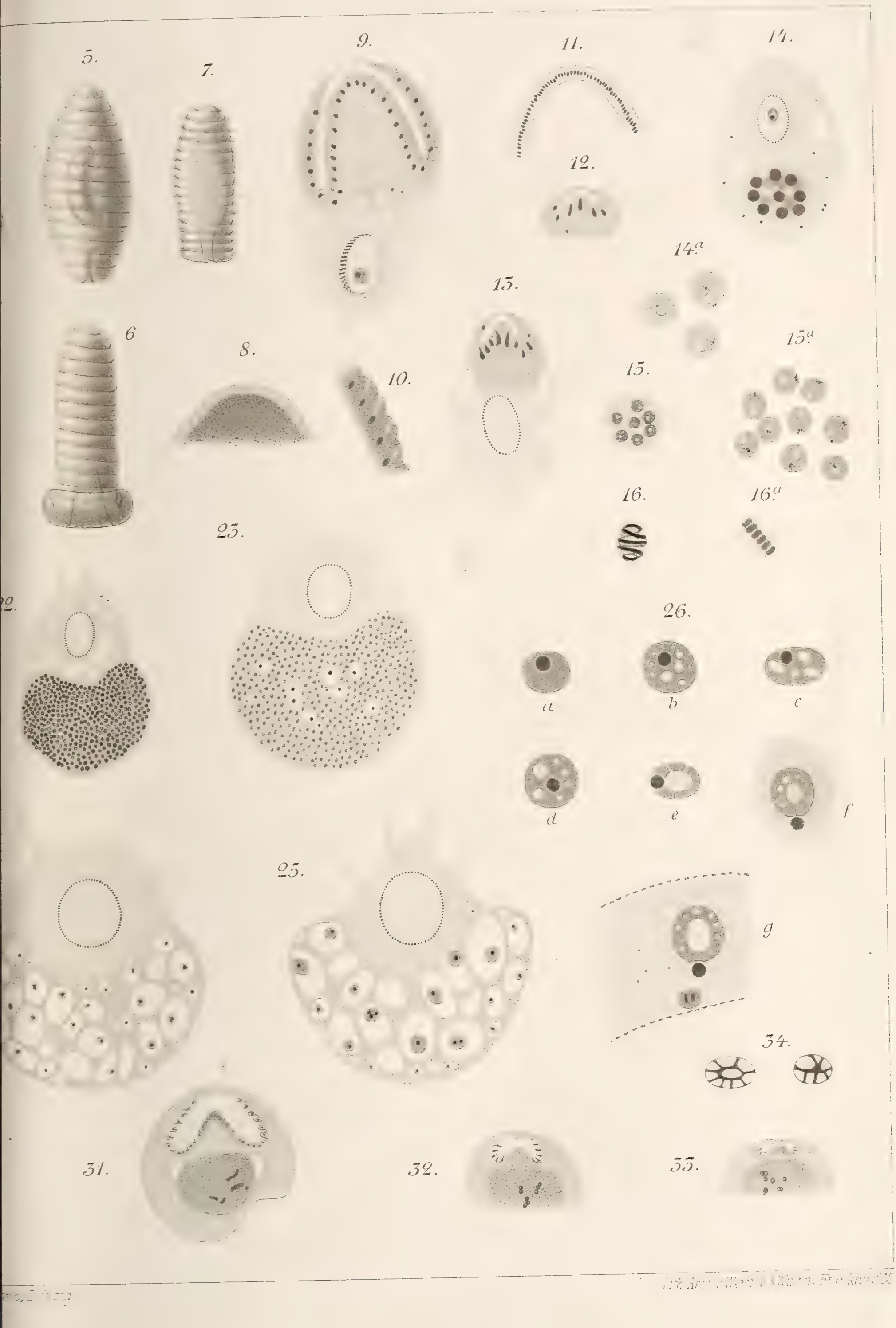

14.
wtr
Kp
pz
lm
rm
c
wg
lm
c
rm
pz
18.
bf

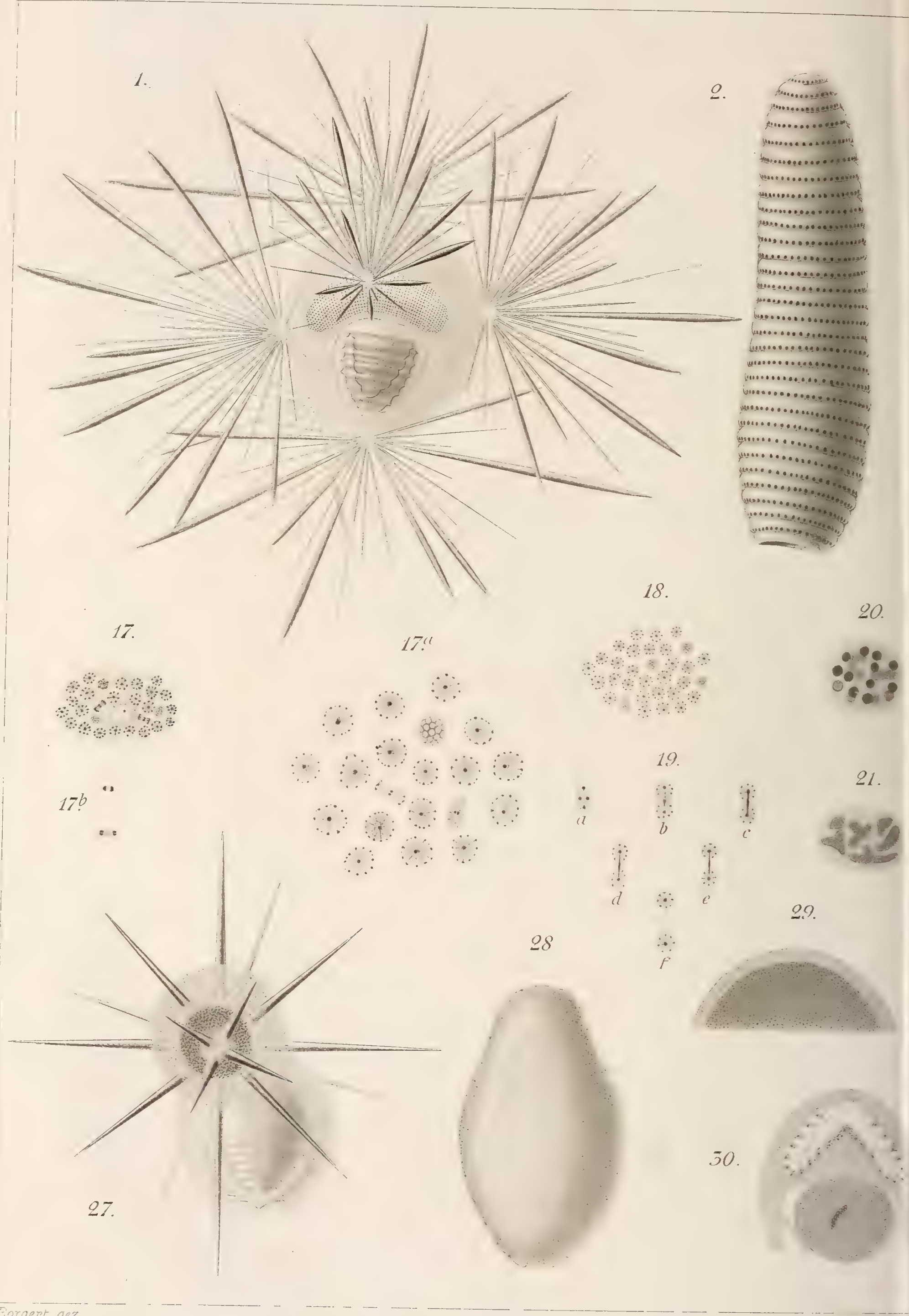



14.
15.
16
17.
18.
wtr
Kp
pz
lm
rm
c
wg
K
dbl
bf

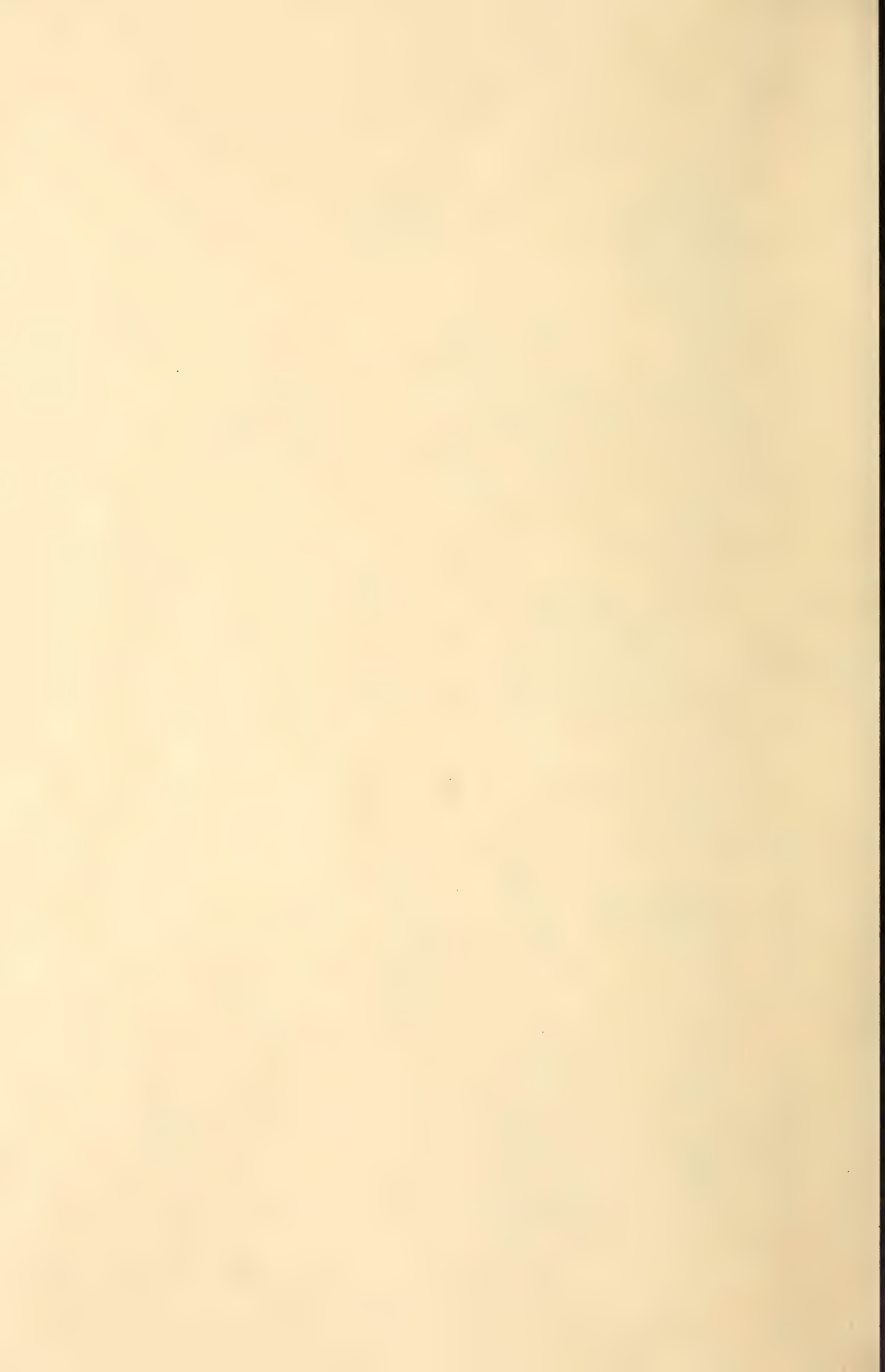


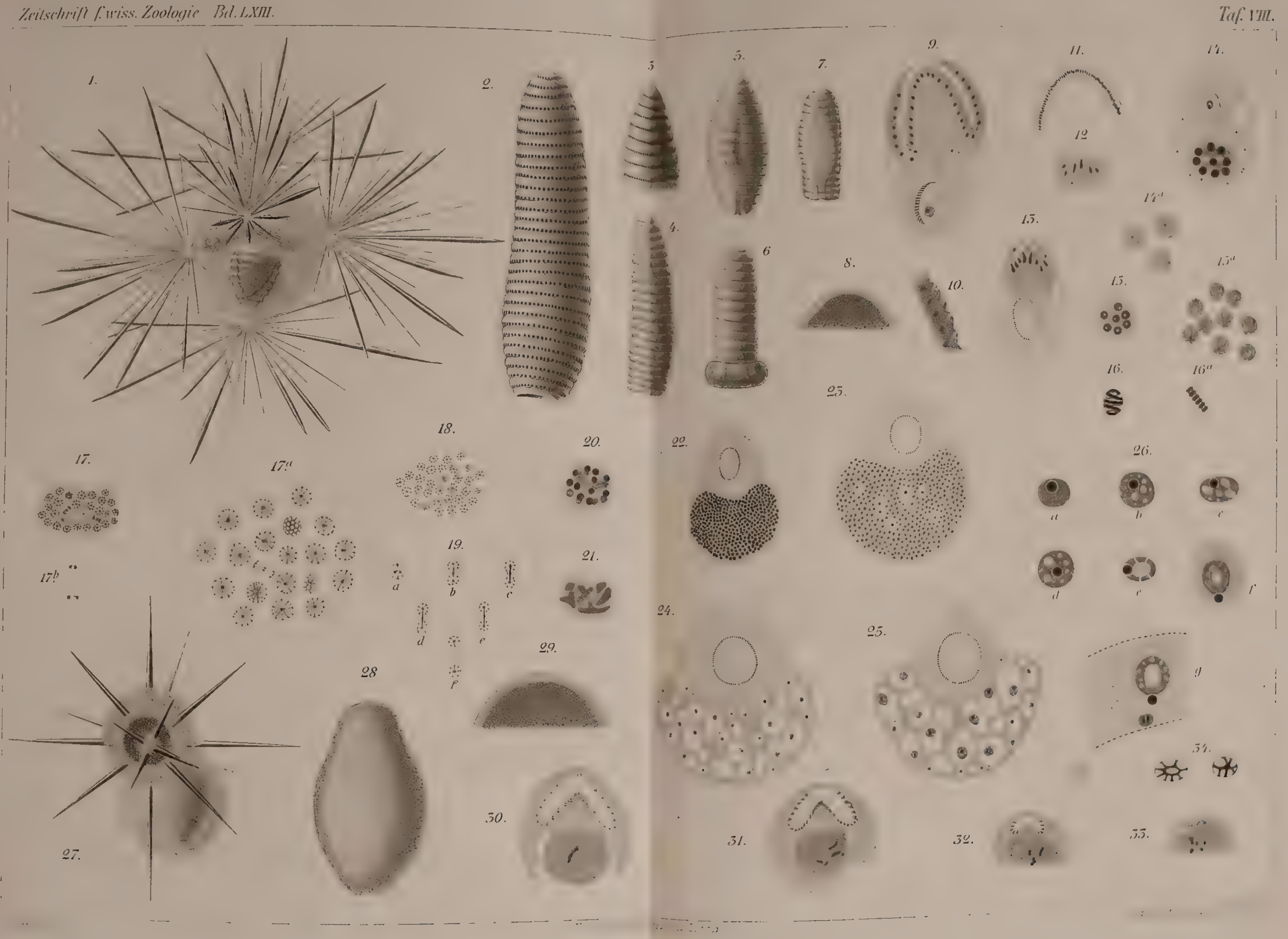



5.
7.
9.
11.
14.
12.
14.a
13.
6
8.
10.
15.a
15.
16.
16.a
23.
22.
26.
a
b
c
d
e
f
25.
g
34.
31.
32.
33.

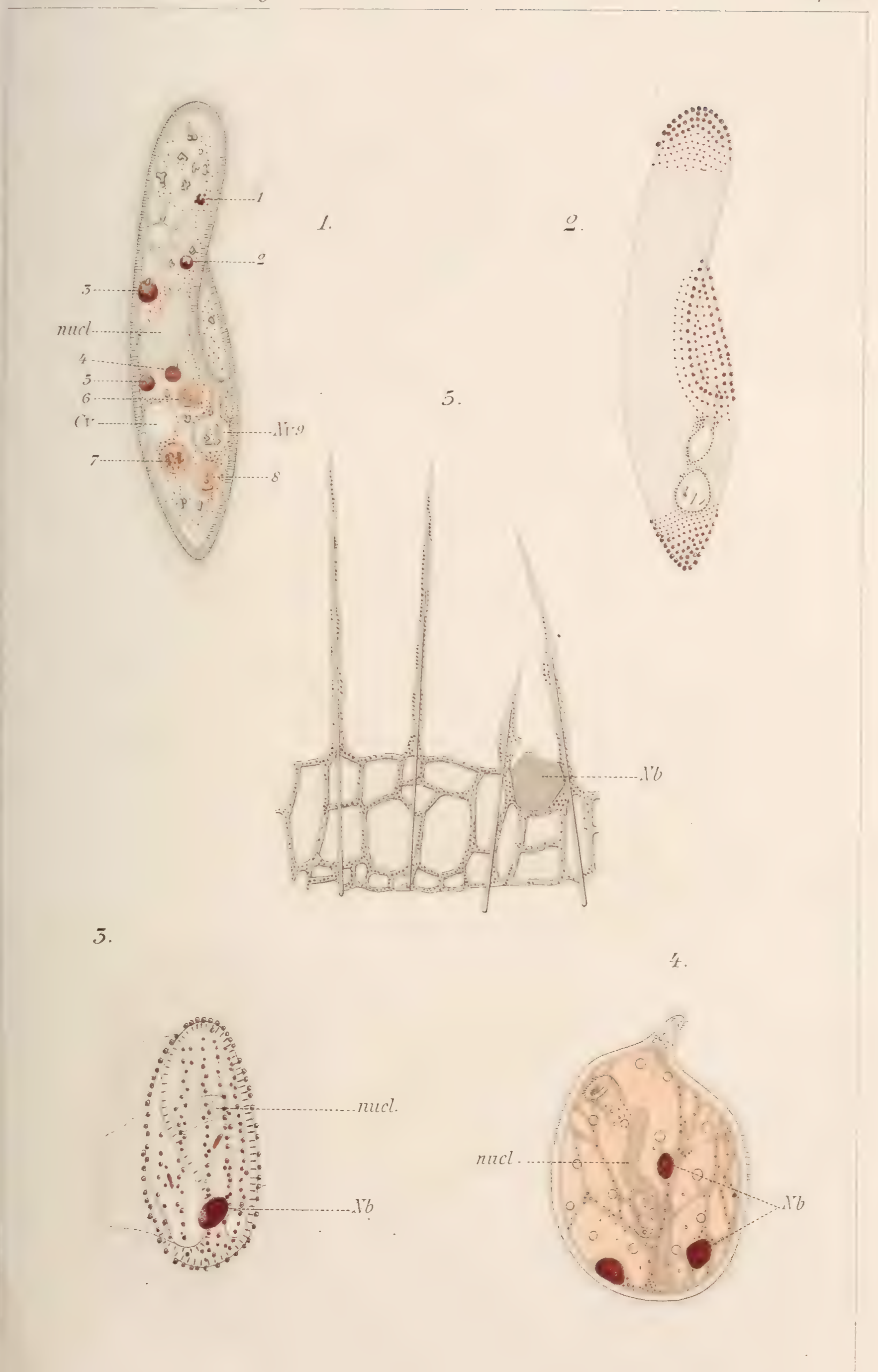


Borgert gez.

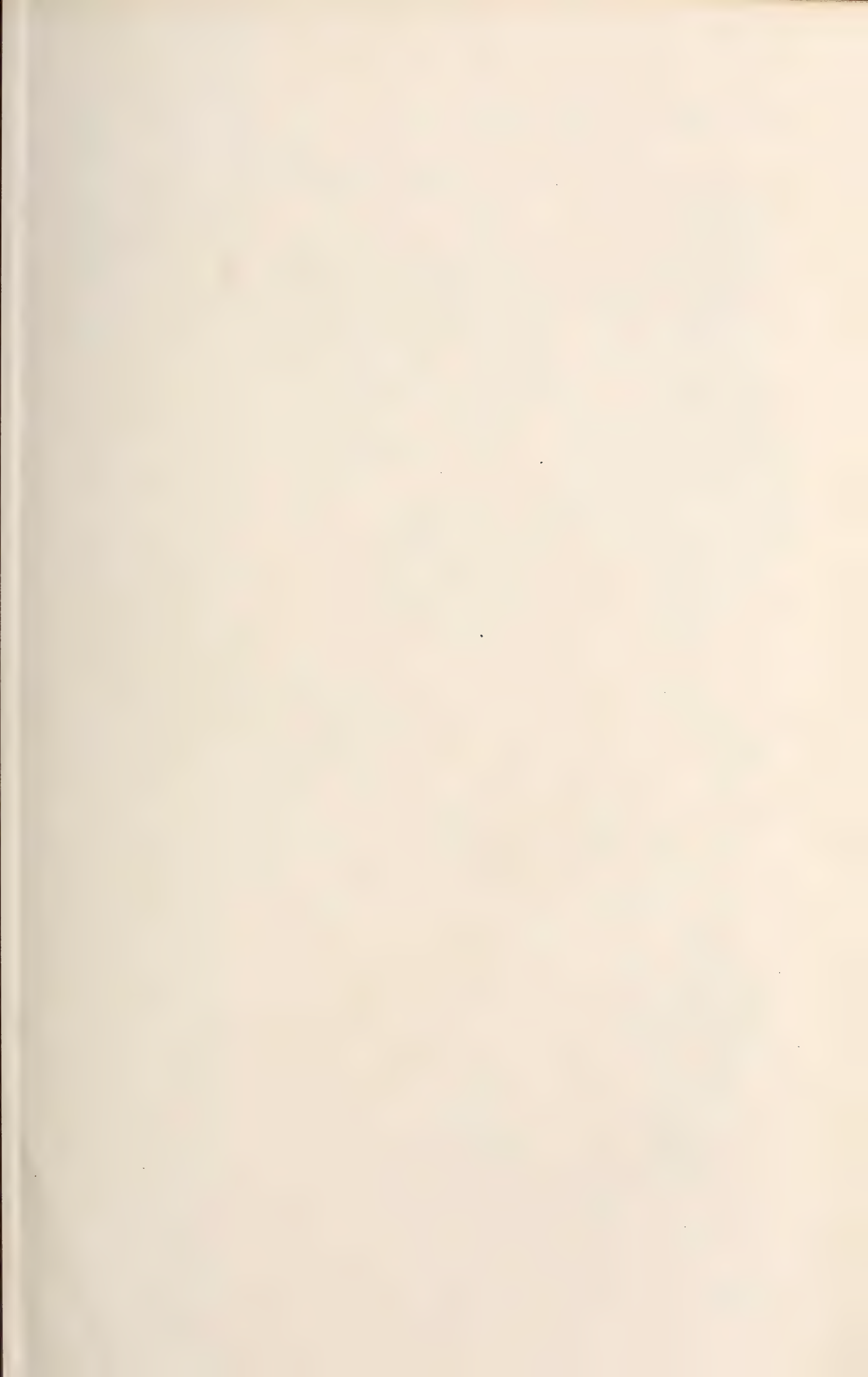


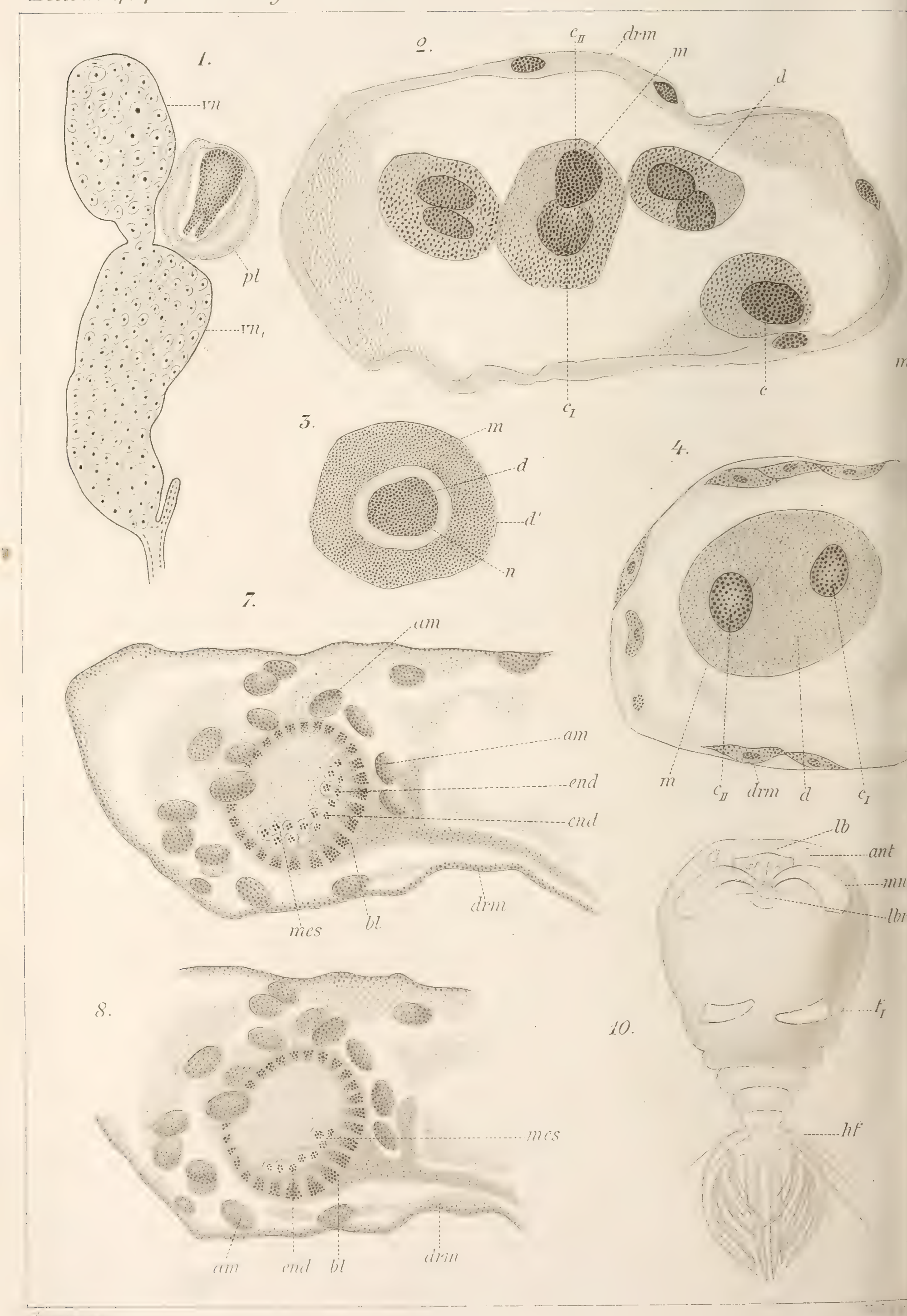

1.
2.
3.
4.
5.
6
7.
8.
9.
10.
11.
12
13.
14.
14a
15.
15a
16.
16a
17.
17a
17b
18.
19.
a
b
c
d
e
f
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
a
b
c
d
e
f
27.
28
29.
30.
31.
32.
33.
34.
g



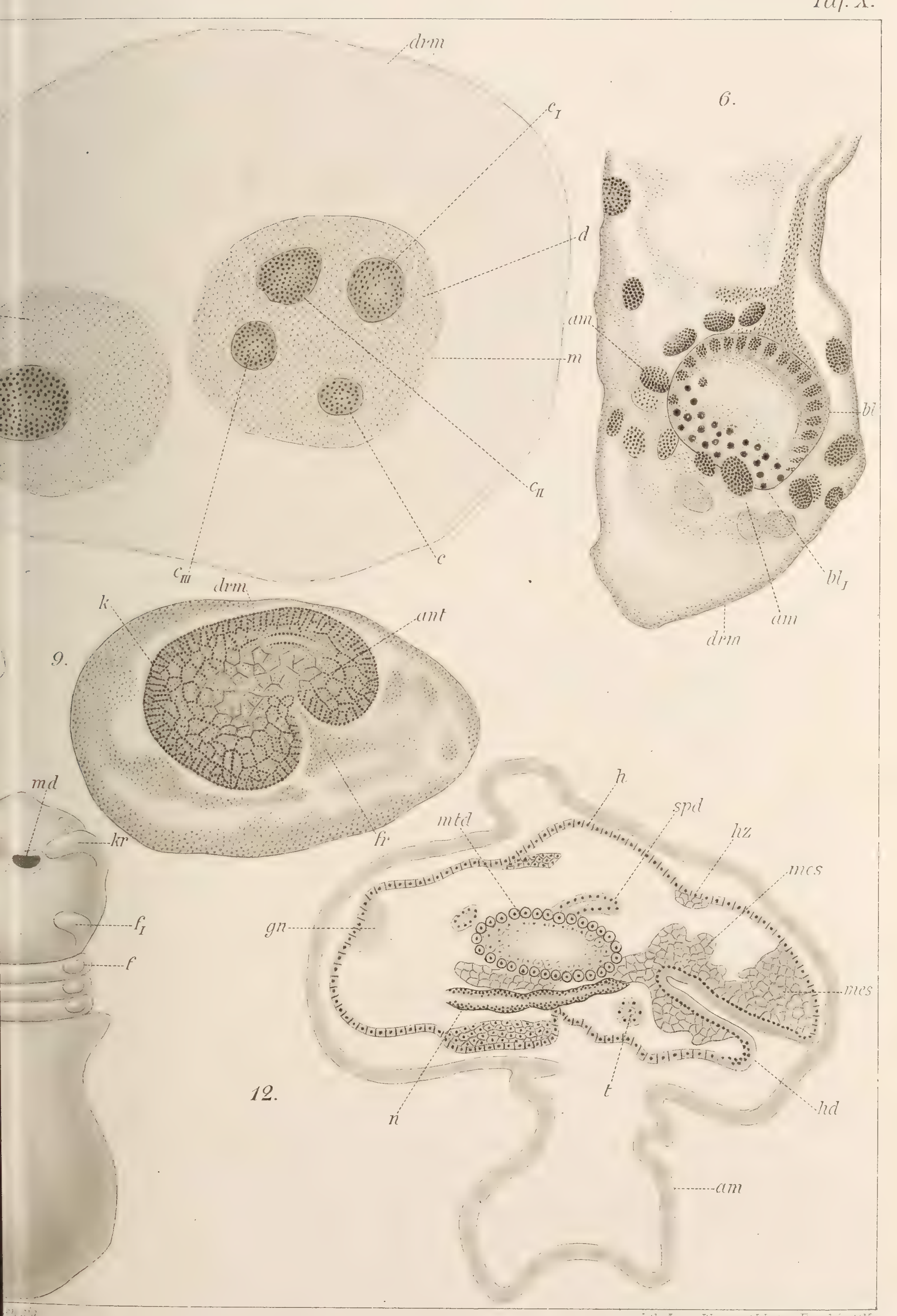

1.
2.
3.
4.
5.
1
2
3
nucl
4
5
6
Cv
Nv 9
7
8
Nb
nucl.
Nb
nucl
Nb



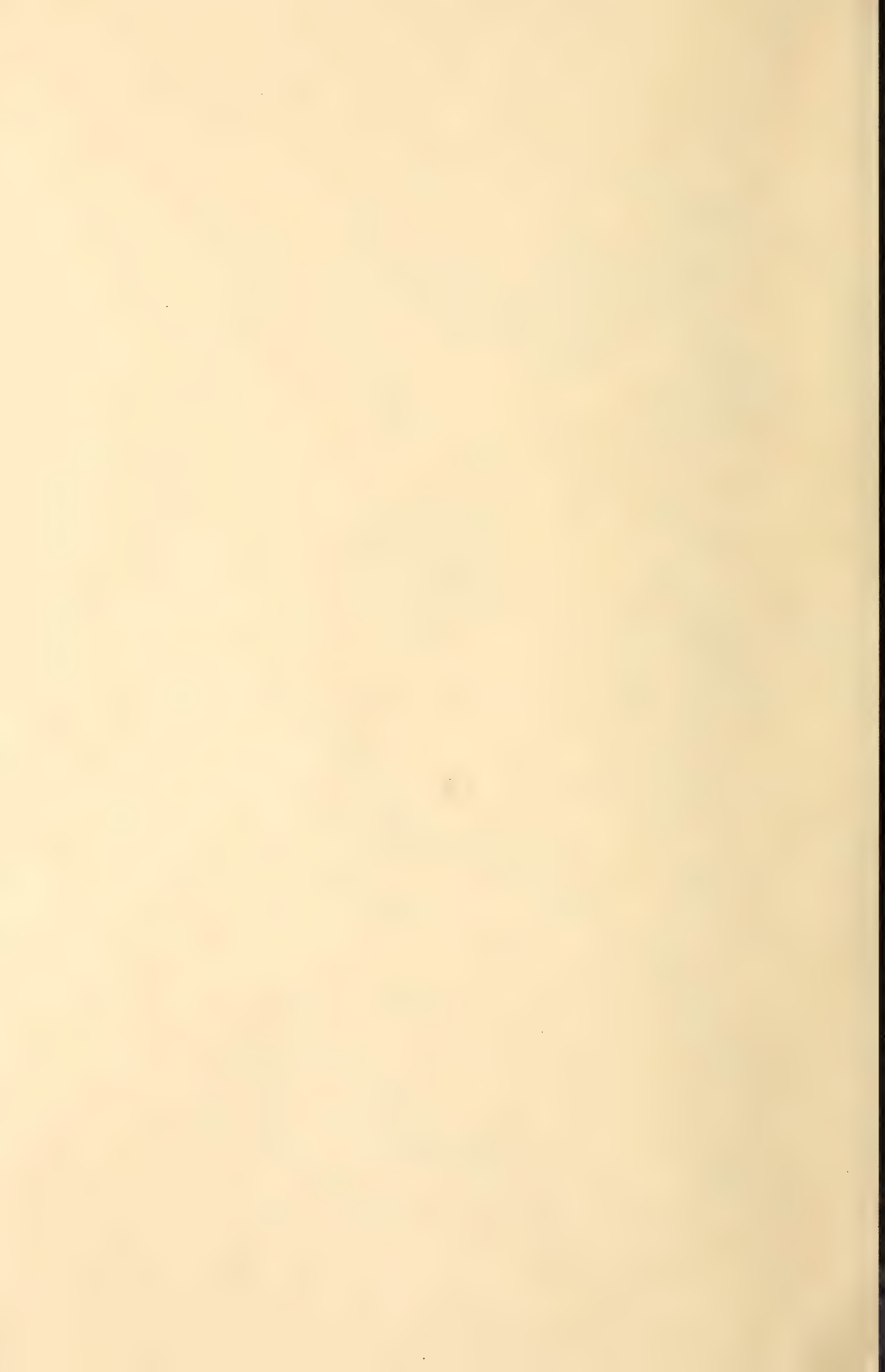




1.
vn
pl
vn,
2.
c_II
drm
m
d
c
c_I
3.
m
d
d'
n
4.
m
c_II
drm
d
c_I
7.
am
am
end
cnd
drm
mes
bl
8.
mes
am
end
bl
drm
10.
lb
ant
lbr
f_I
hf

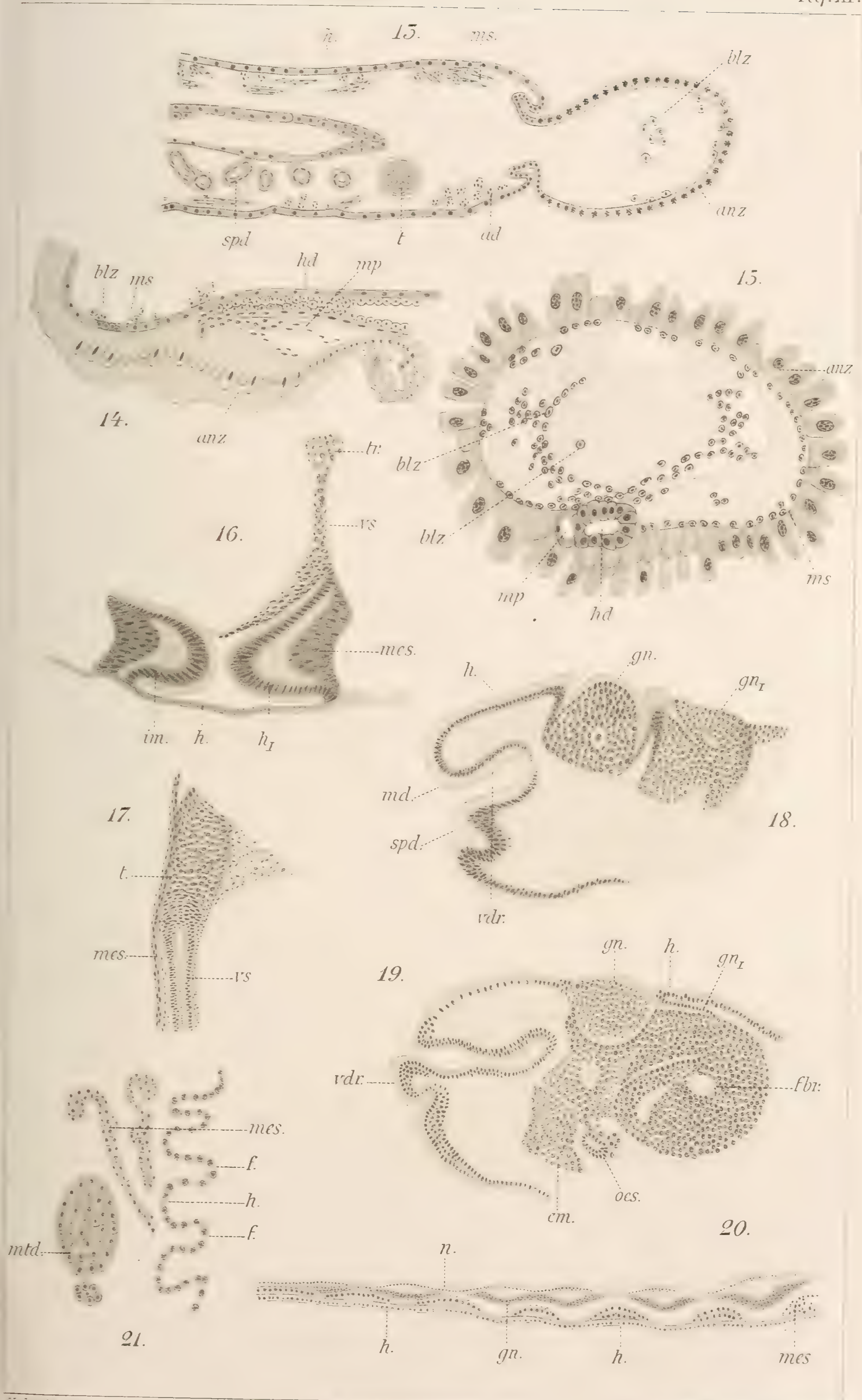


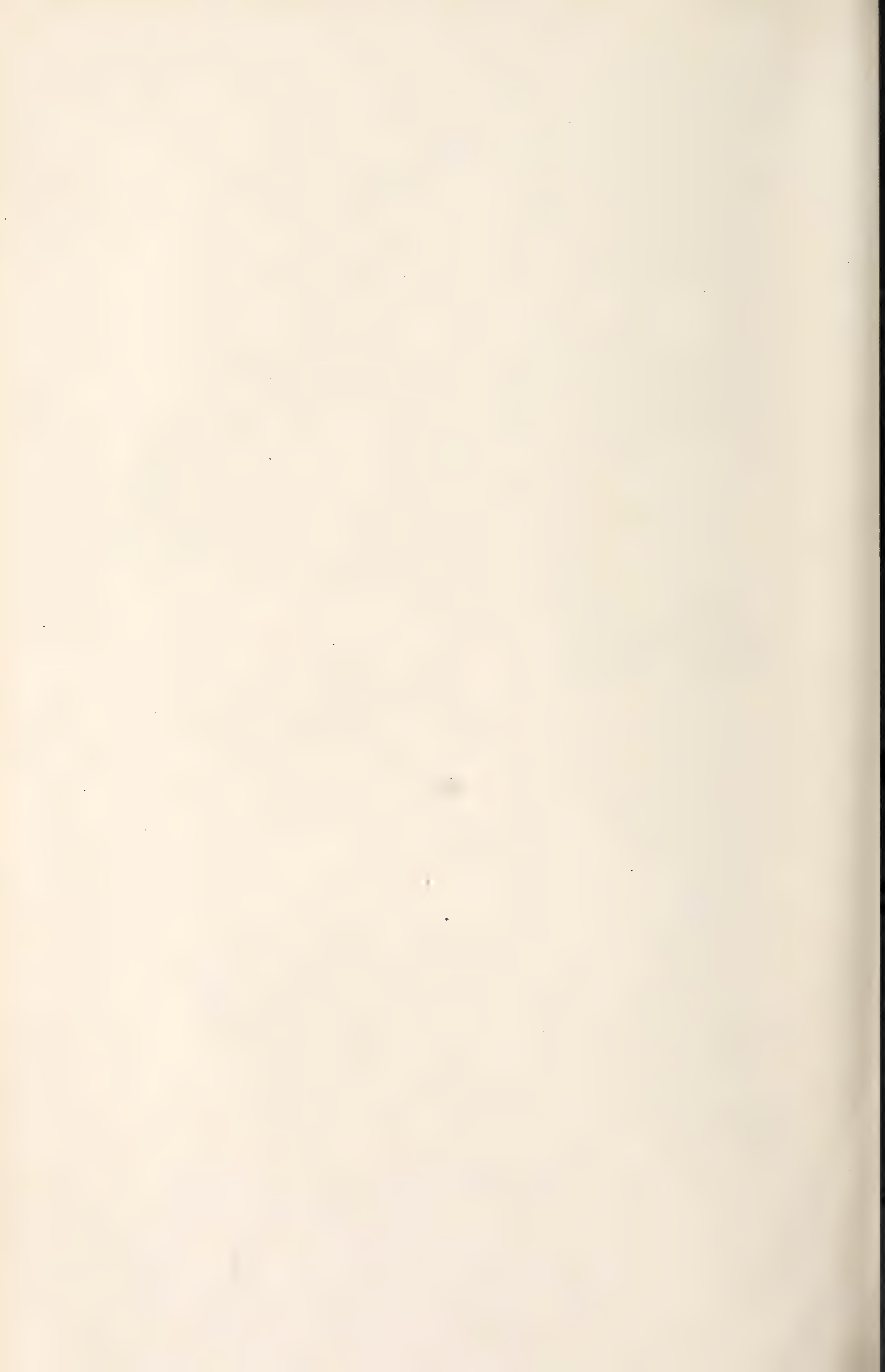
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

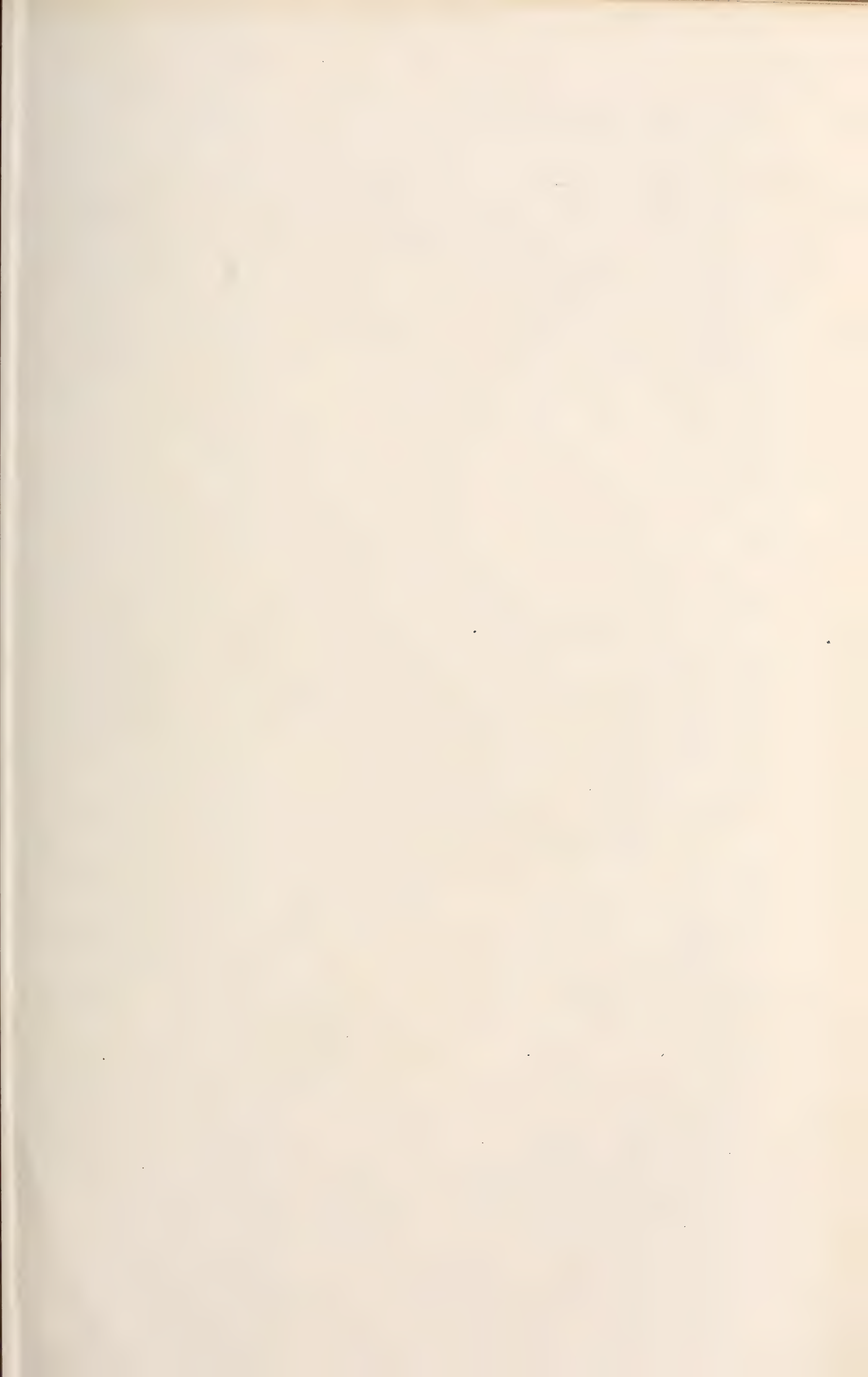


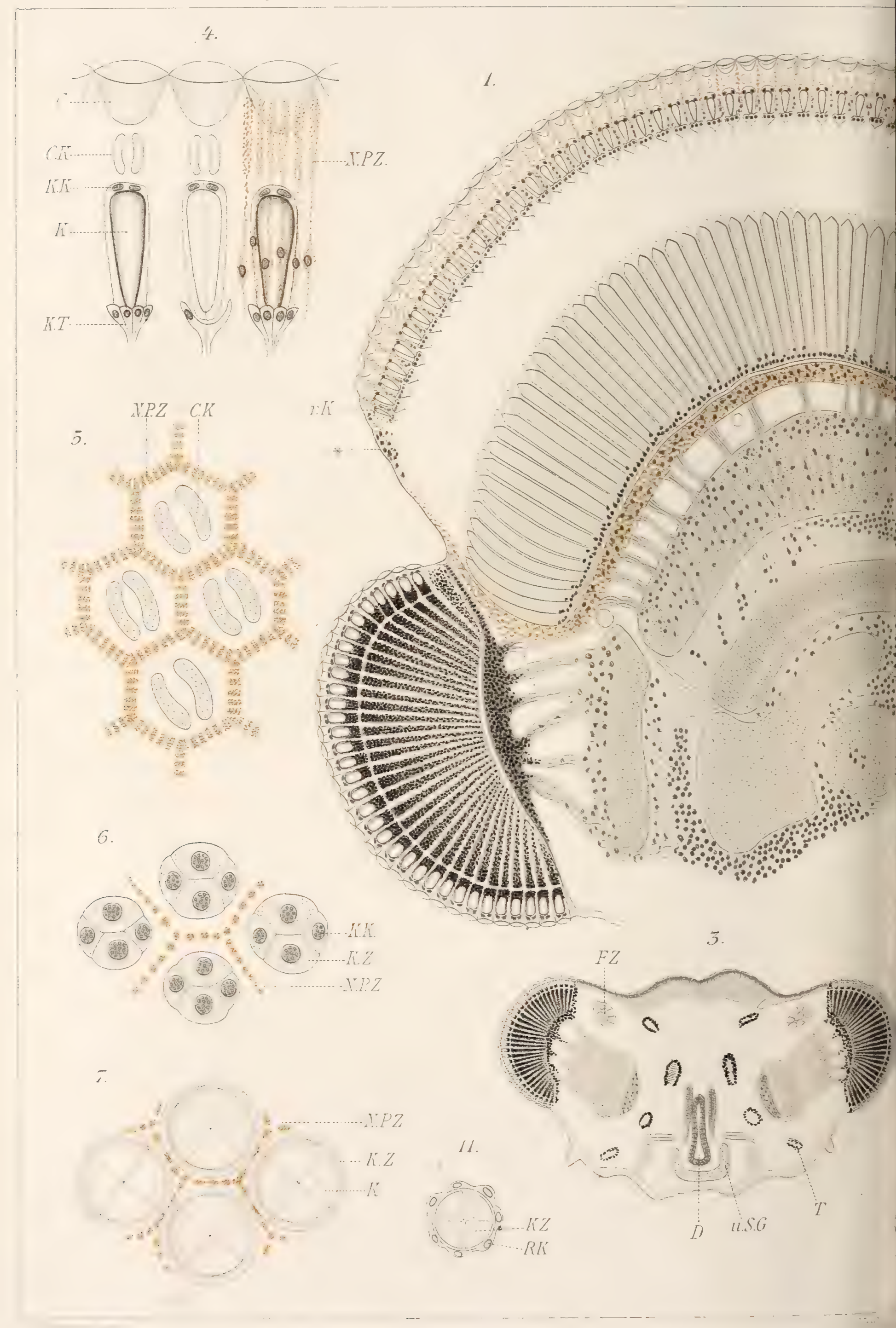
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ᵃ/M.



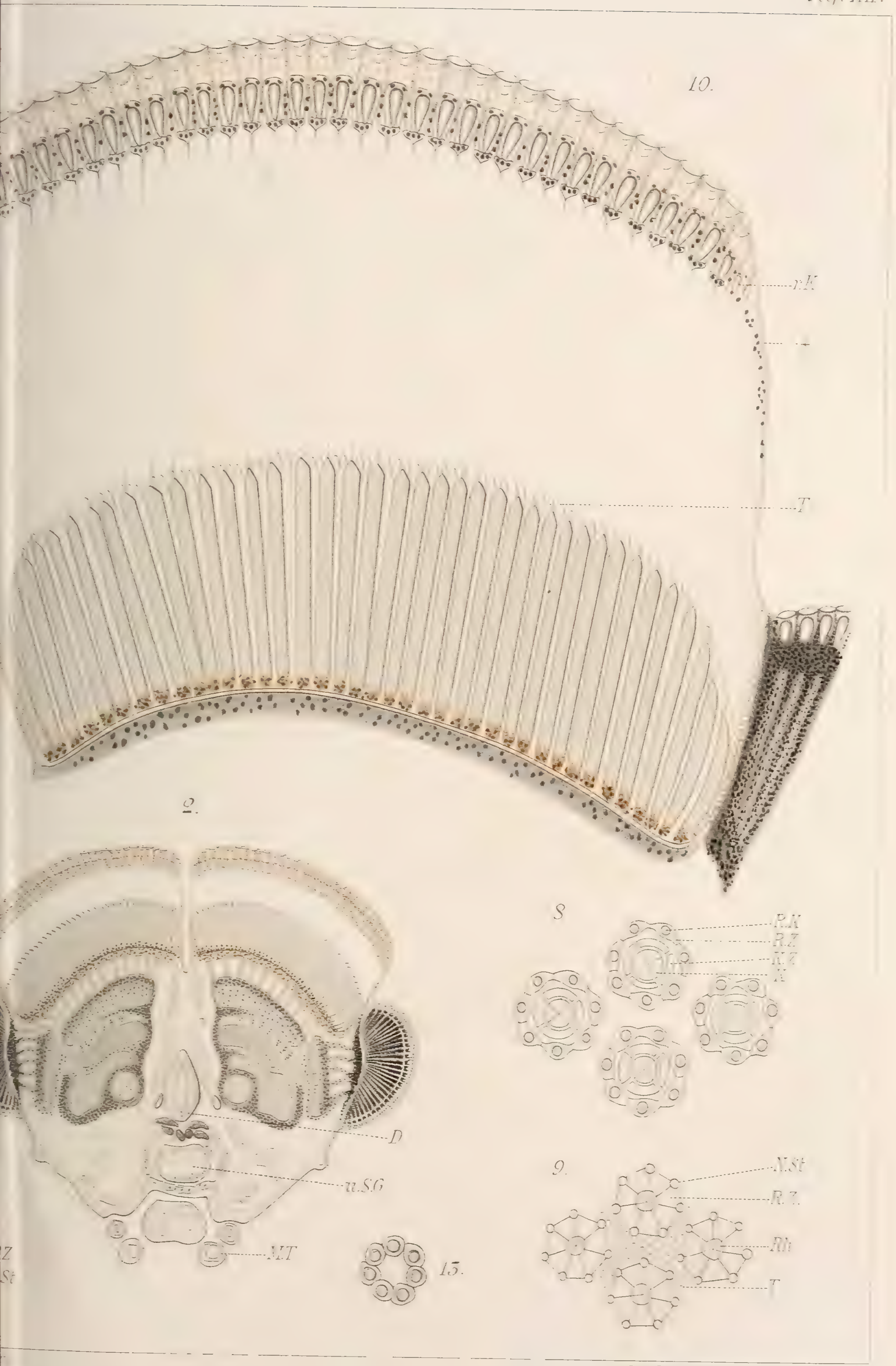

13.
h.
ms.
blz
anz
spd
t
ad
14.
blz
ms
hd
mp
anz
15.
anz
blz
blz
blz
mp
hd
ms
16.
tr.
vs
mes.
im.
h.
h_1
17.
t.
mes.
vs
18.
h.
gn.
gn_1
md.
spd.
vdr.
19.
gn.
h.
gn_1
vdr.
Fbr.
cm.
oes.
20.
n.
h.
gn.
h.
mes
21.
mes.
f.
h.
f.
mtd.

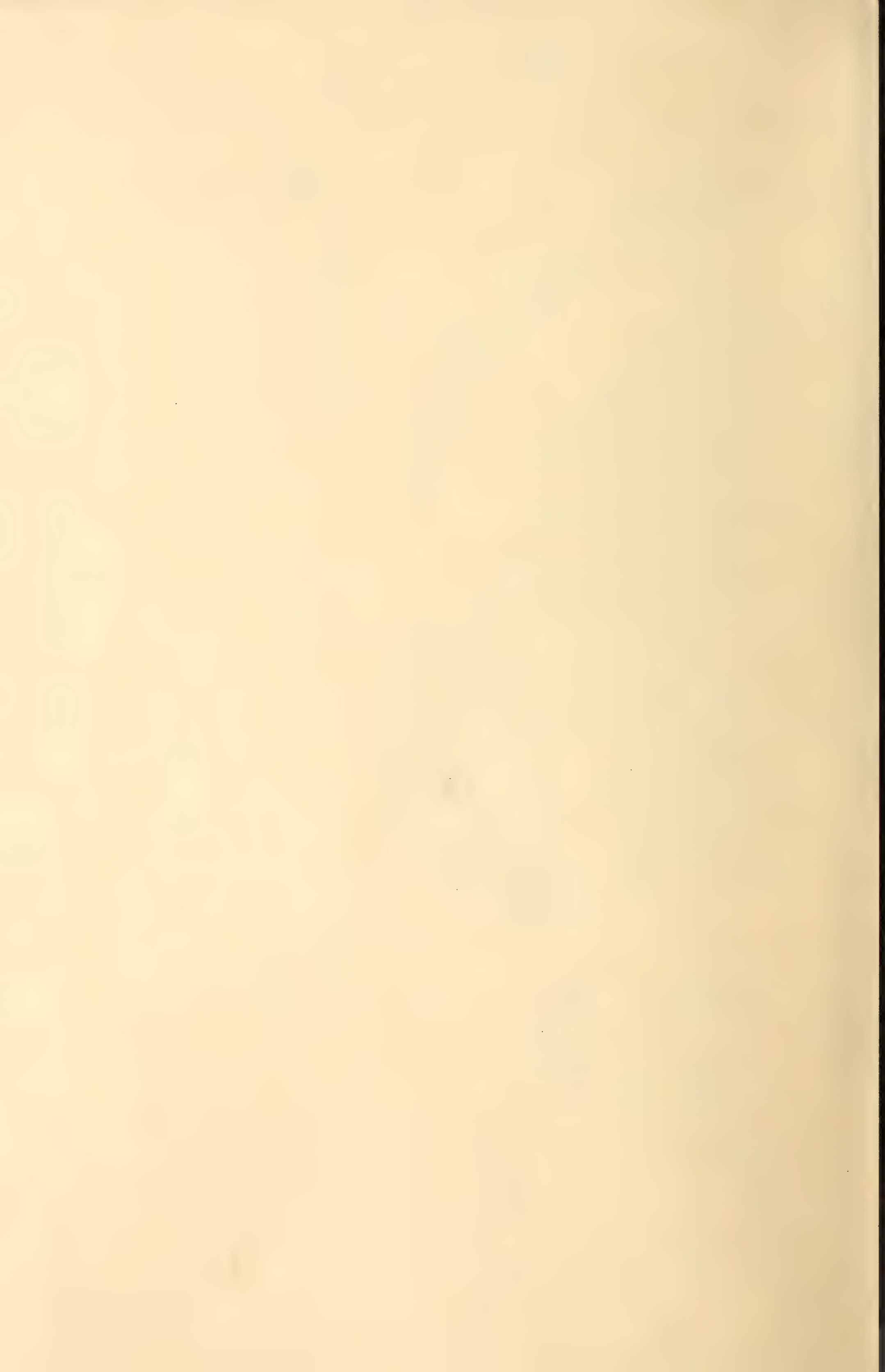






4.
C
CK
KK
K
KT
N.P.Z.
1.
N.P.Z
CK
rK
5.
6.
KK
KZ
N.P.Z
3.
FZ
7.
N.P.Z
KZ
K
11.
KZ
RK
D
u.S.G
T


10.
r.K
T
9.
D
u.S.G
M.T
13.
8
R.K
R.Z
K.Z
K
9.
N.St
R.Z
Rh
T



4. CK KK K KT NPZ

1. rK T

10. rK T

5. NPZ CK rK

6. KK KZ NPZ

7. NPZ KZ K

3. FZ D uSG T

11. KZ RK

12. RZ NSt

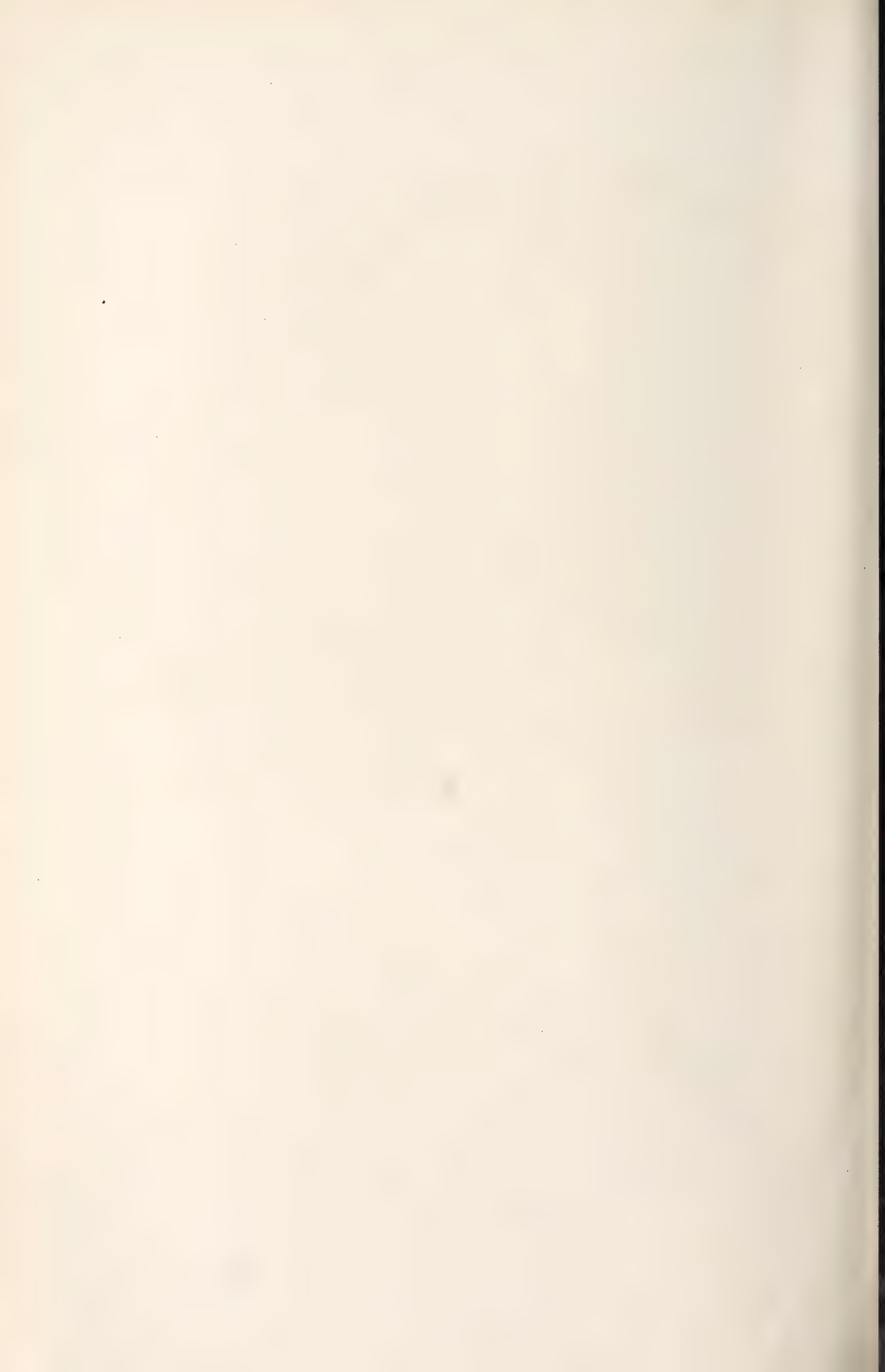
2. D uSG MT

8. RK RZ KZ K

9. NSt RZ Rh T

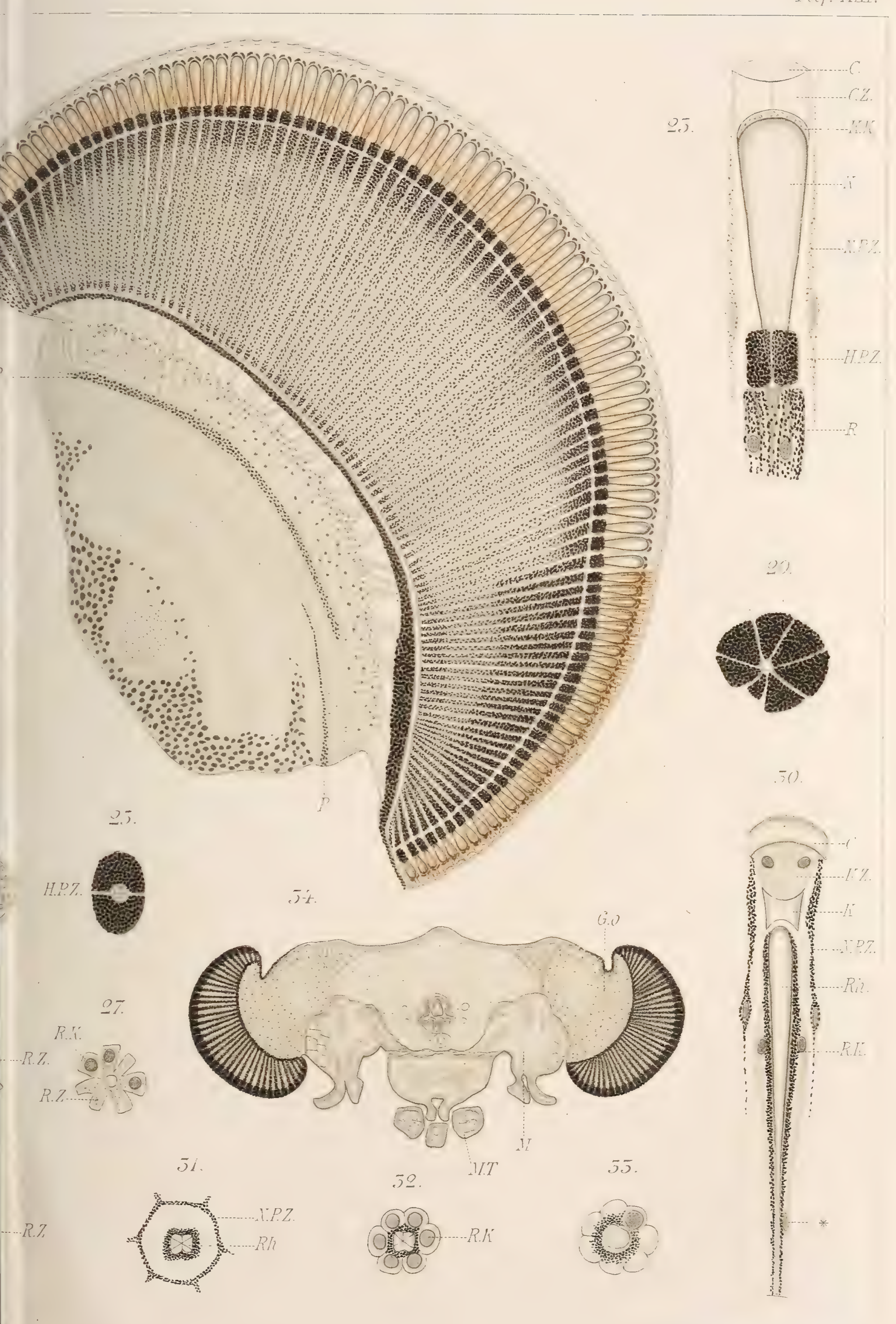
13.

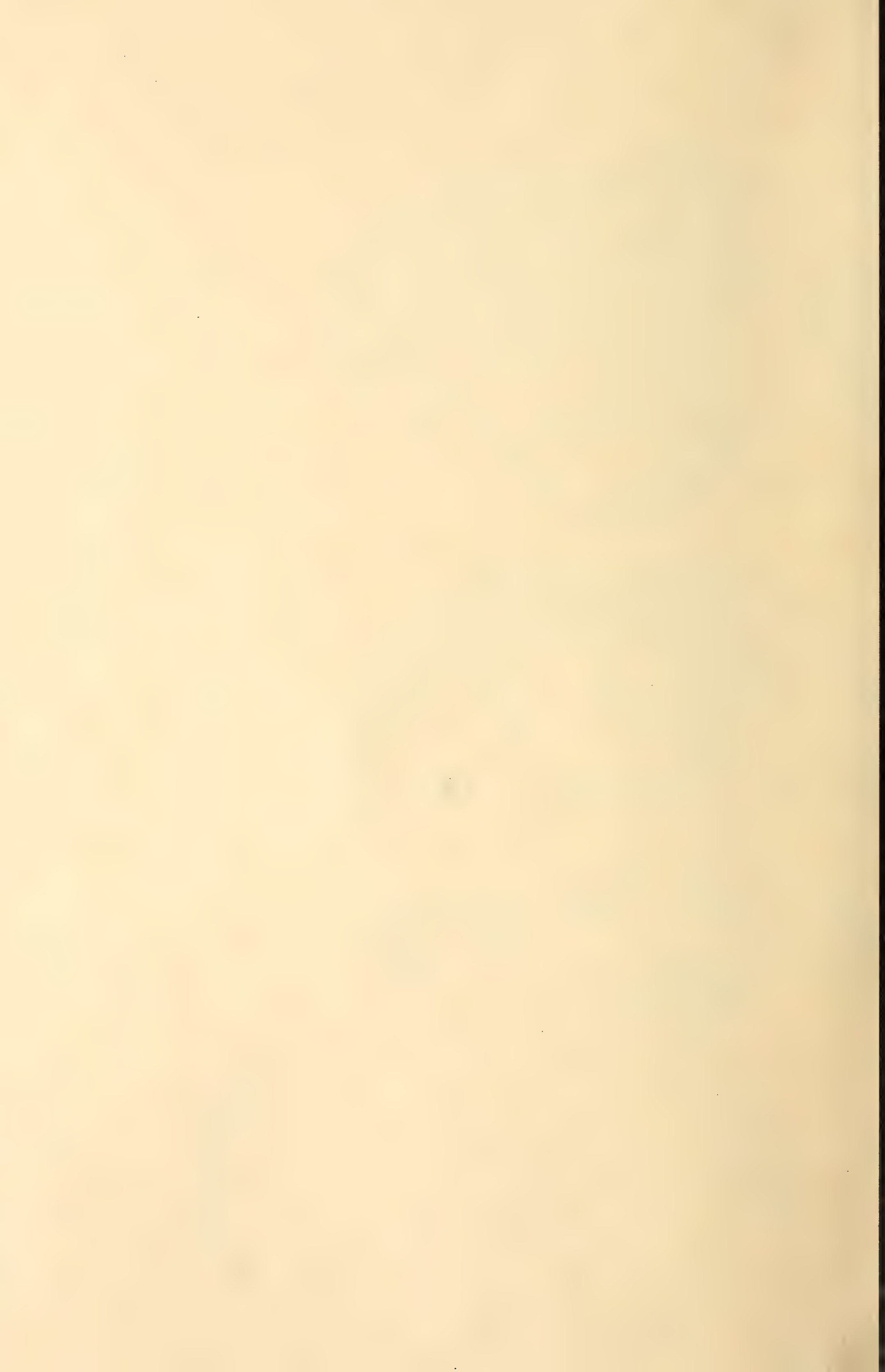
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt M.

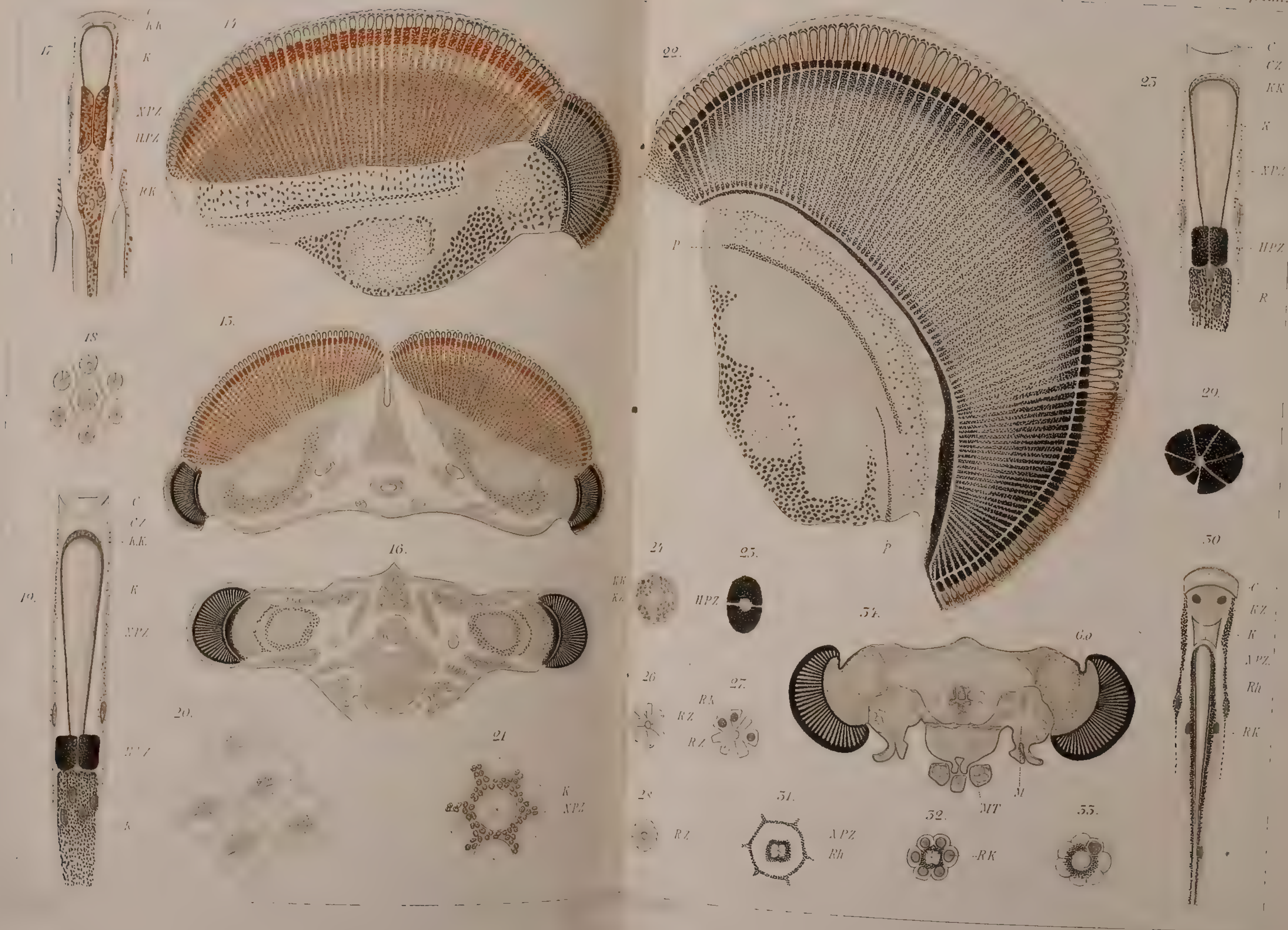


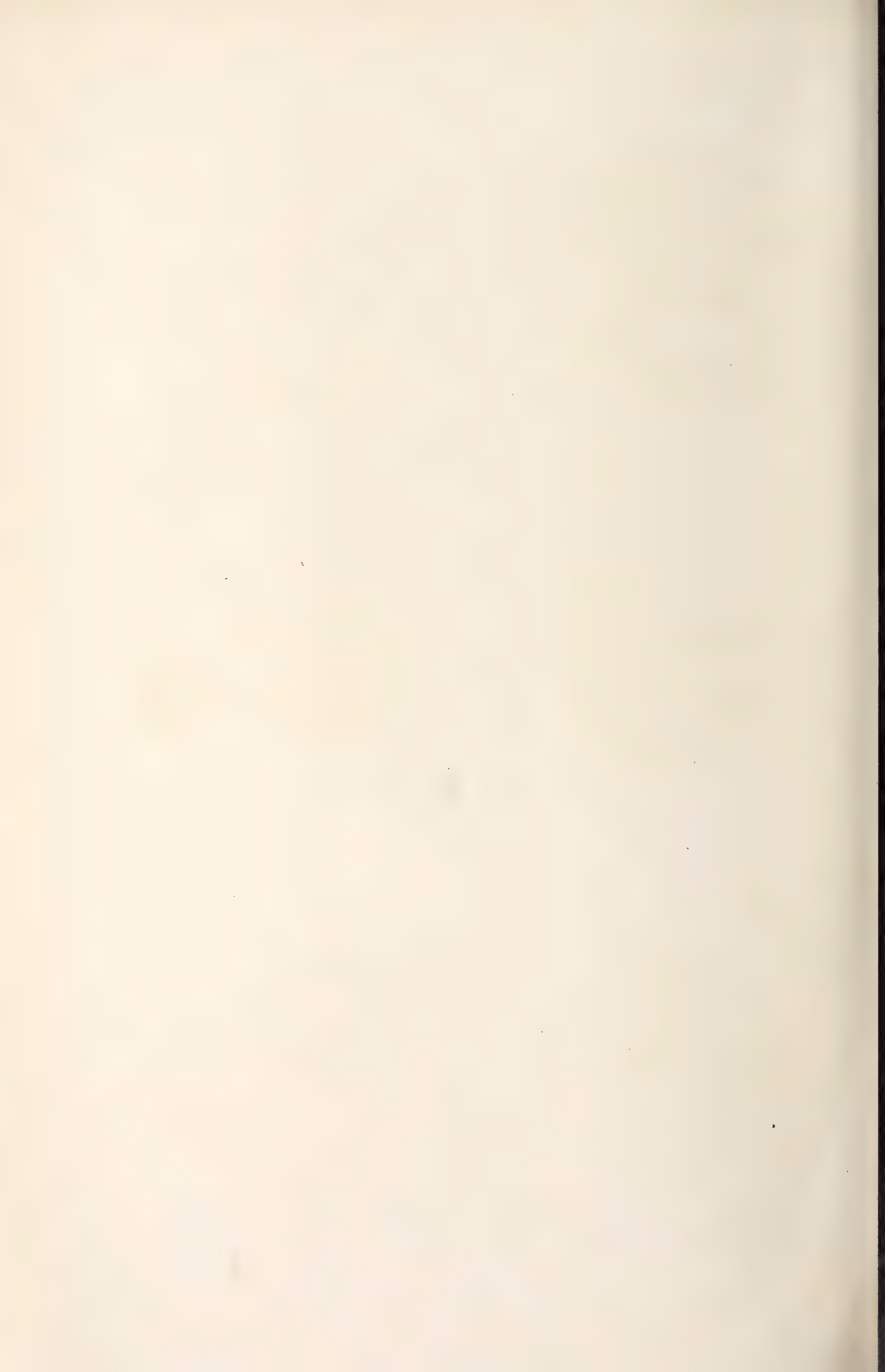



17.
C
K.K.
K
N.P.Z.
H.P.Z.
R.K.
14.
15.
18.
16.
19.
C
C.Z.
K.K.
K
N.P.Z.
H.P.Z.
R
20.
21.
K
N.P.Z.


25.
C.
C.Z.
K.K
N
N.P.Z.
H.P.Z.
R
29.
30.
C
K.Z.
K
N.P.Z.
Rh.
R.K.
*
P
26.
H.P.Z.
34.
G.O
27.
R.K.
R.Z.
R.Z.
M
M.T
31.
N.P.Z.
Rh
R.Z
32.
R.K
33.




17.
KK
K
NPZ
HPZ
RK
14.
22.
C
CZ
KK
K
NPZ
HPZ
R
23.
P
18.
15.
29.
19.
C
CZ
KK
K
NPZ
16.
24.
25.
HPZ
30.
34.
Go
C
KZ
K
NPZ
Rh
RK
20.
21.
K
NPZ
26.
27.
RZ
M
MT
28.
RZ
31.
NPZ
Rh
32.
RK
33.





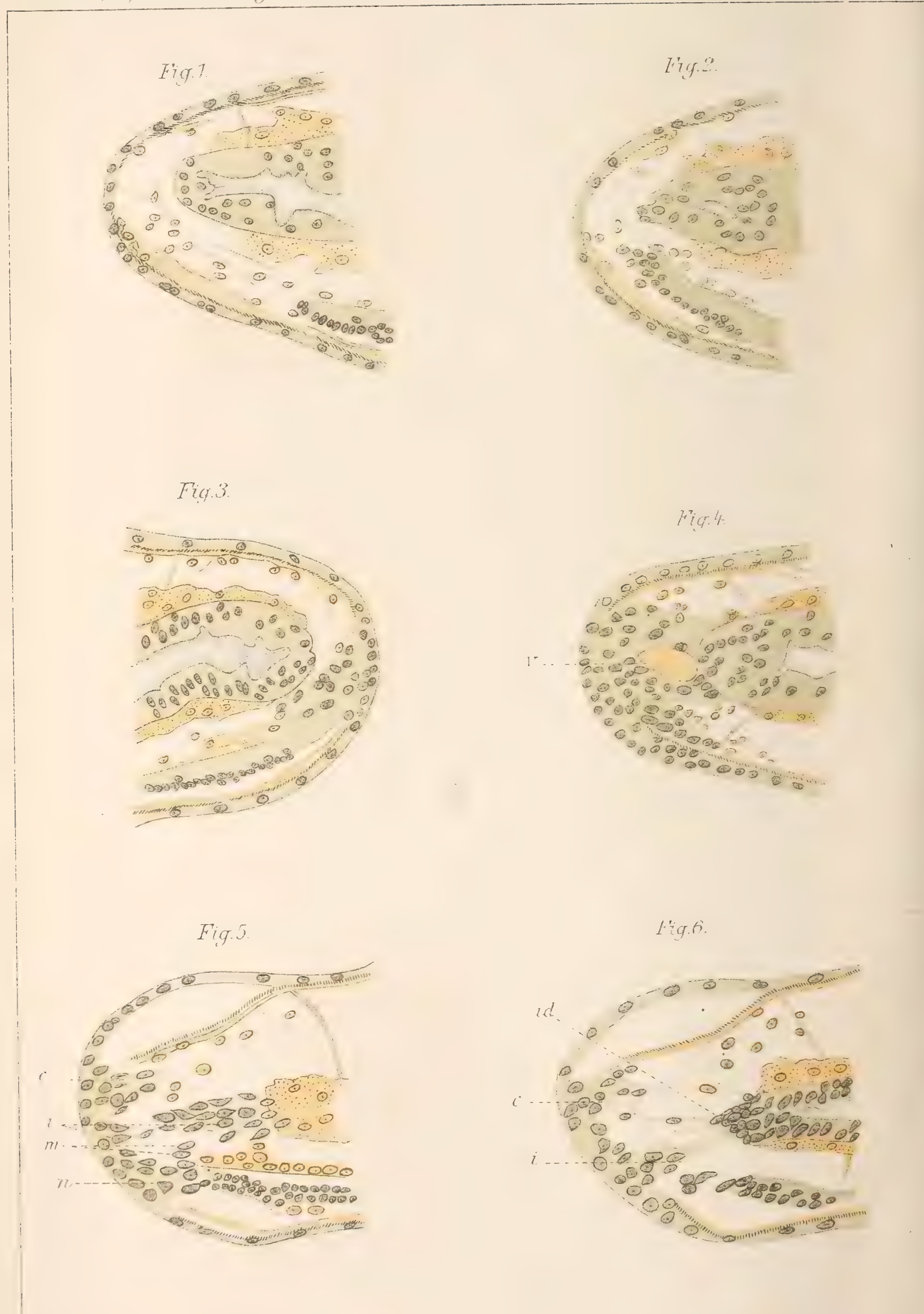
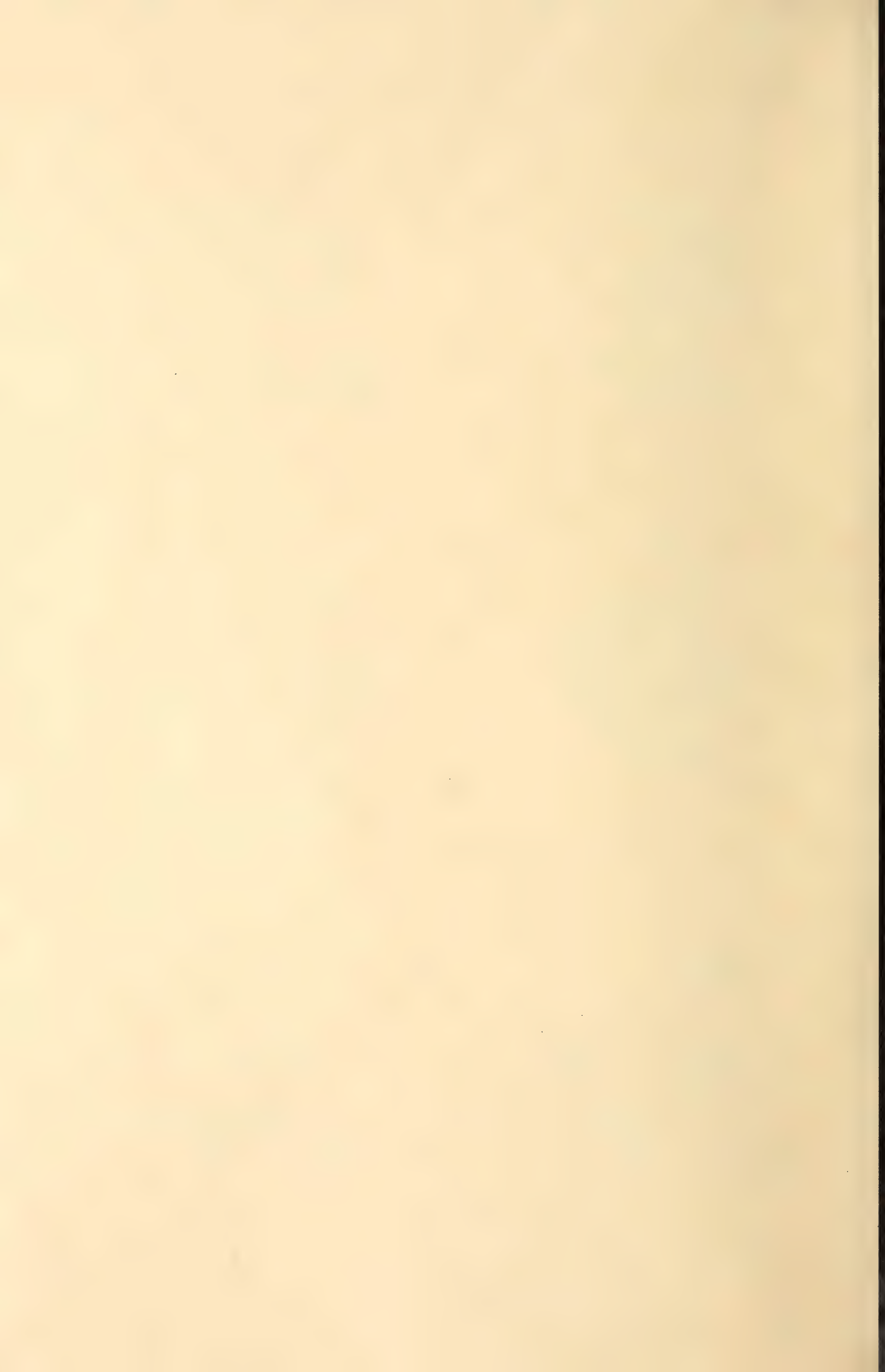
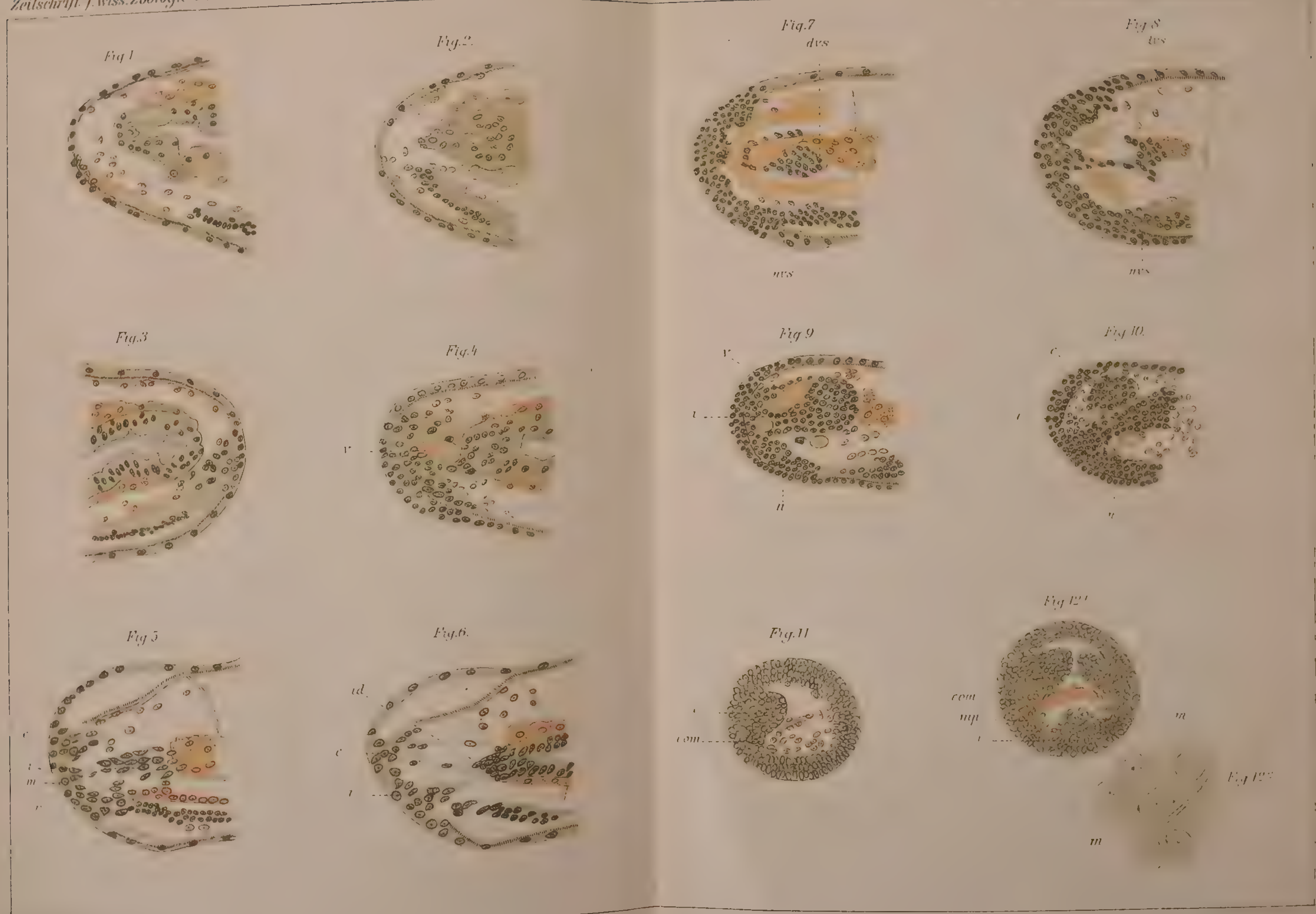
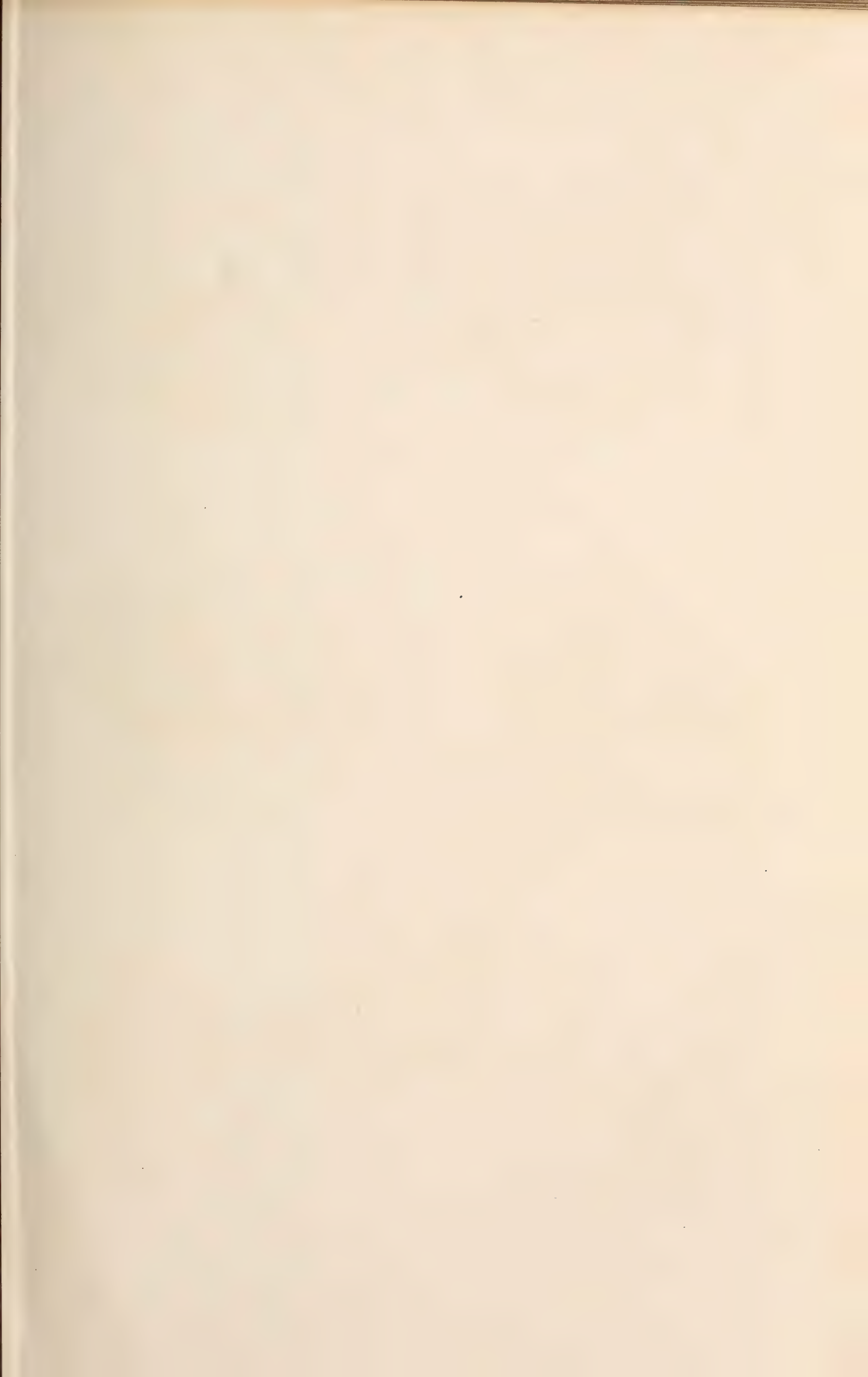

Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
v
Fig. 5.
c
i
m
n
Fig. 6.
id
c
i

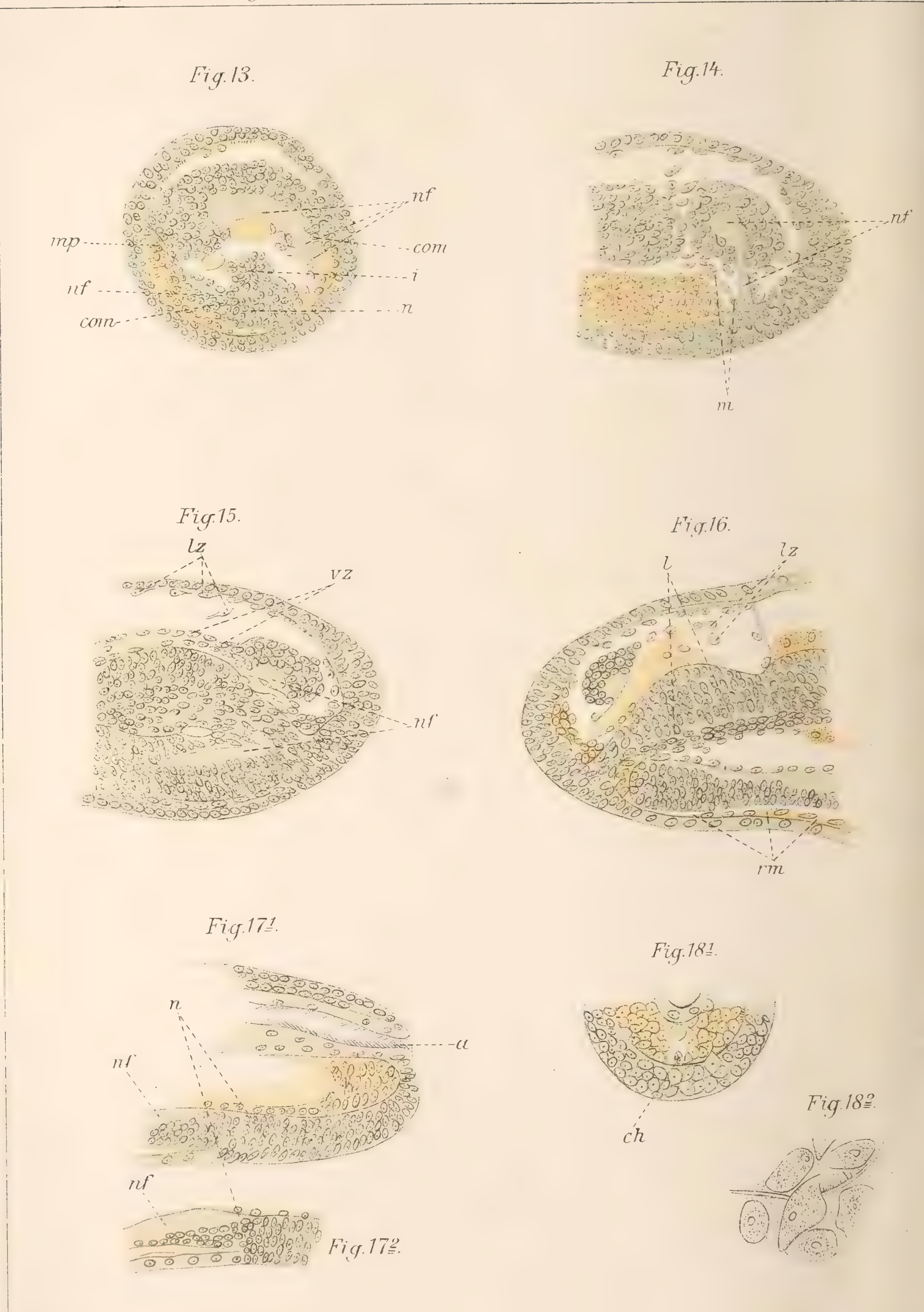

Fig.7.
dvs
nvs
Fig.8.
dvs
nvs
Fig.9.
i
n
Fig.10.
i
Fig.11.
Fig.12.
com
mp
m
i
m




Fig. 1
Fig. 2.
Fig. 7
dvs
Fig. 8
vvs
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 9
Fig. 10.
Fig. 5
Fig. 6.
Fig. 11
Fig. 12
com
m

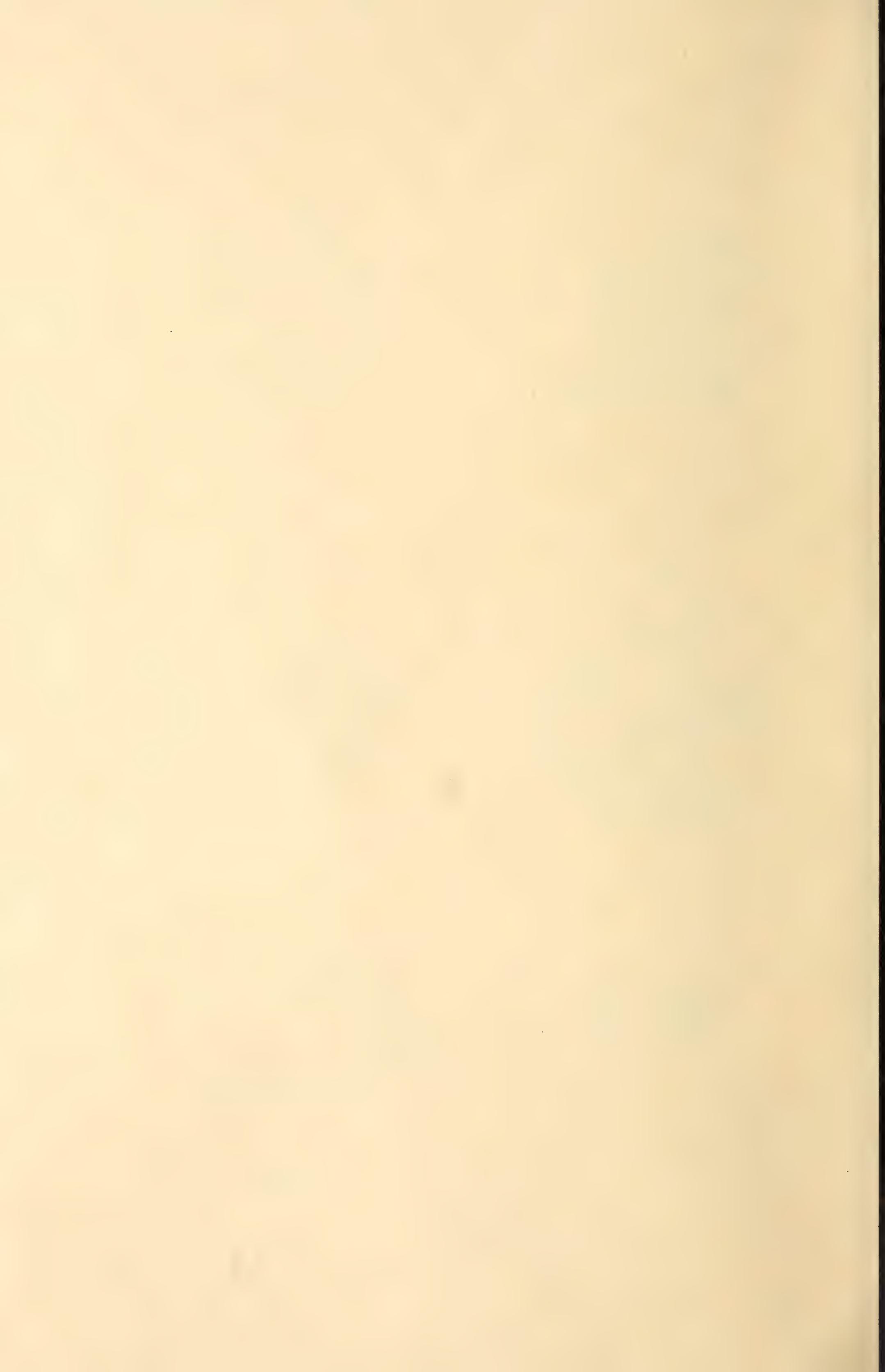


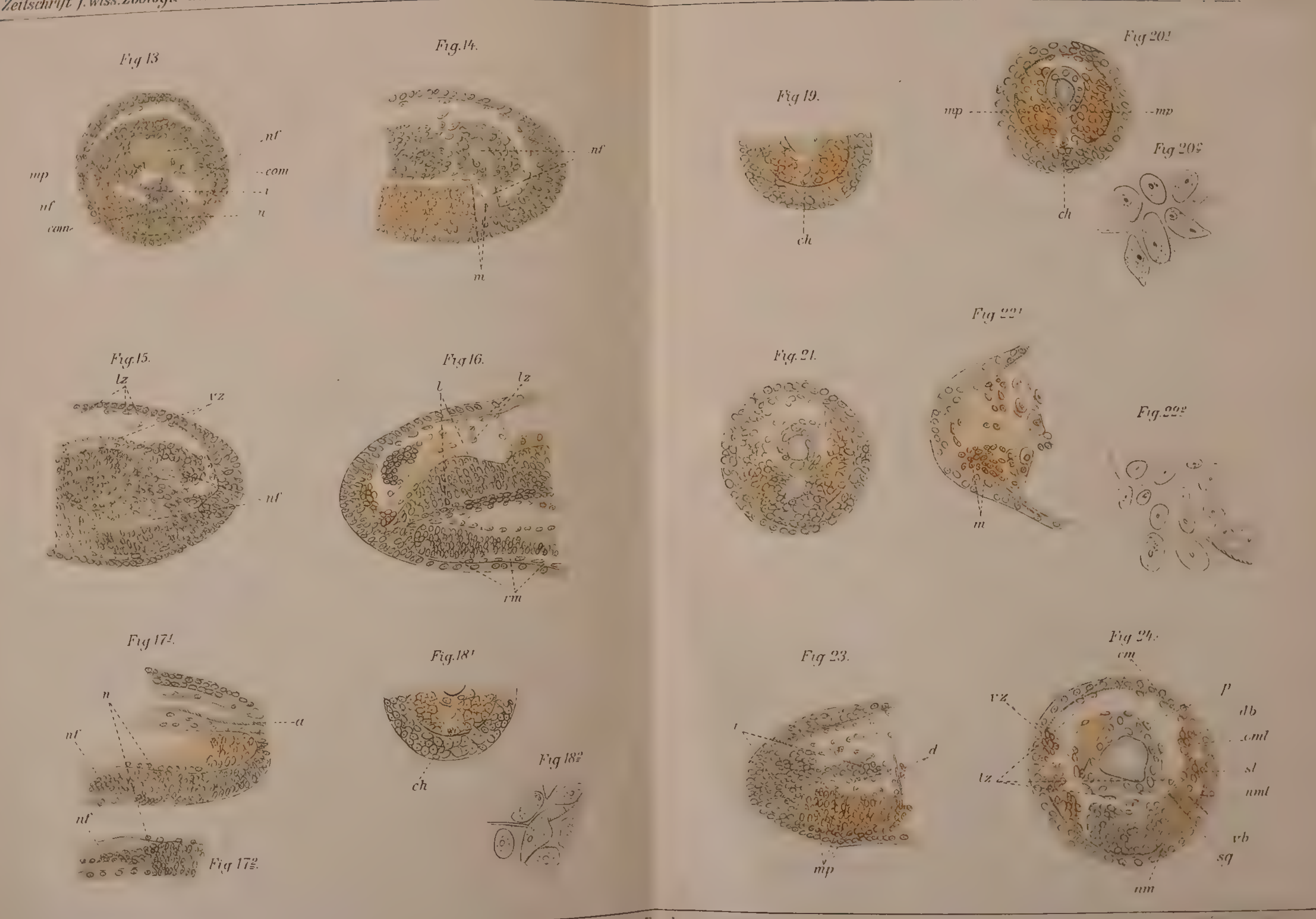



Fig. 13.
nf
mp
com
i
nf
com
n
Fig. 14.
nf
m
Fig. 15.
lz
vz
nf
Fig. 16.
l
lz
rm
Fig. 17¹.
n
nf
u
nf
Fig. 17².
Fig. 18¹.
ch
Fig. 18².



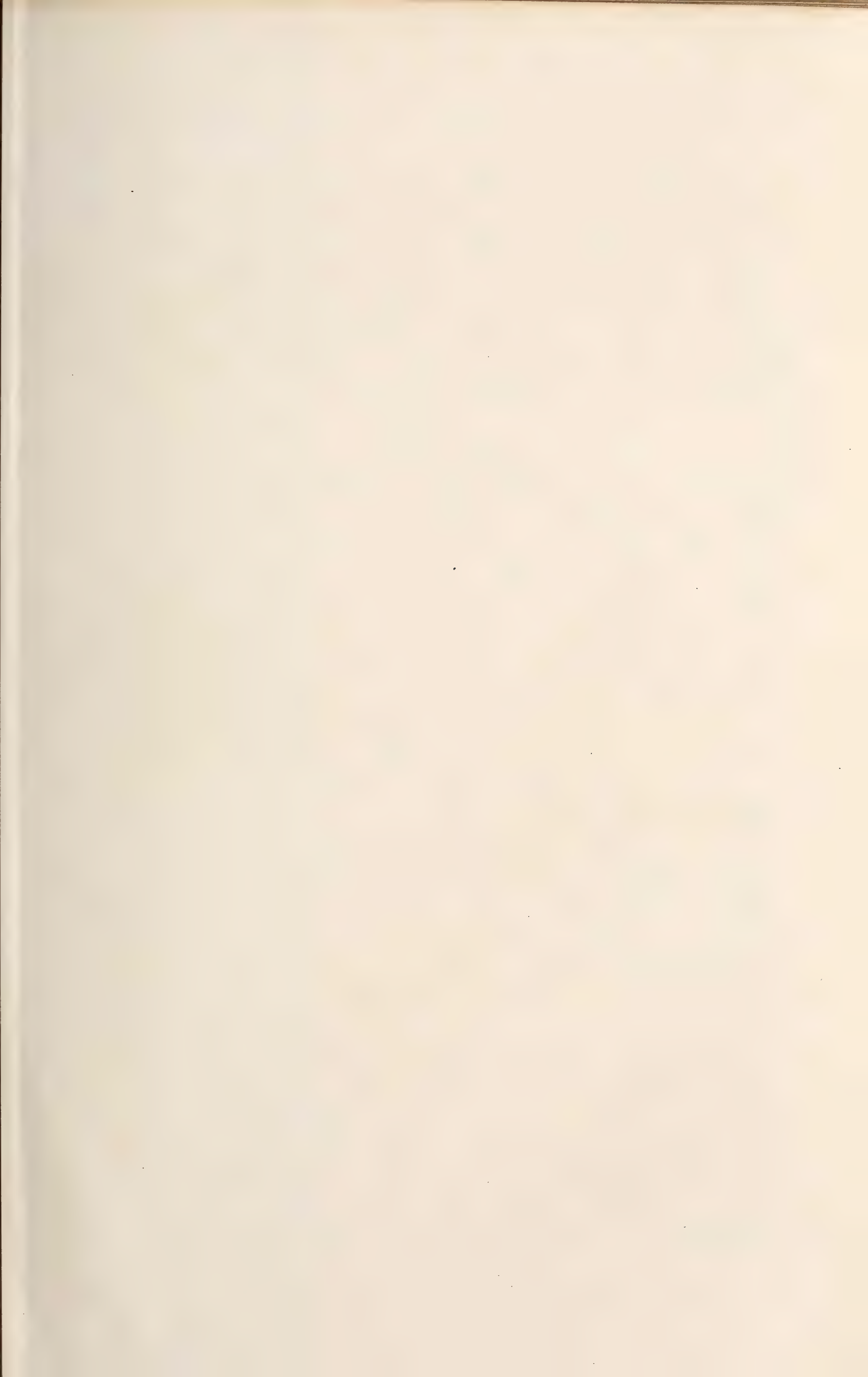
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

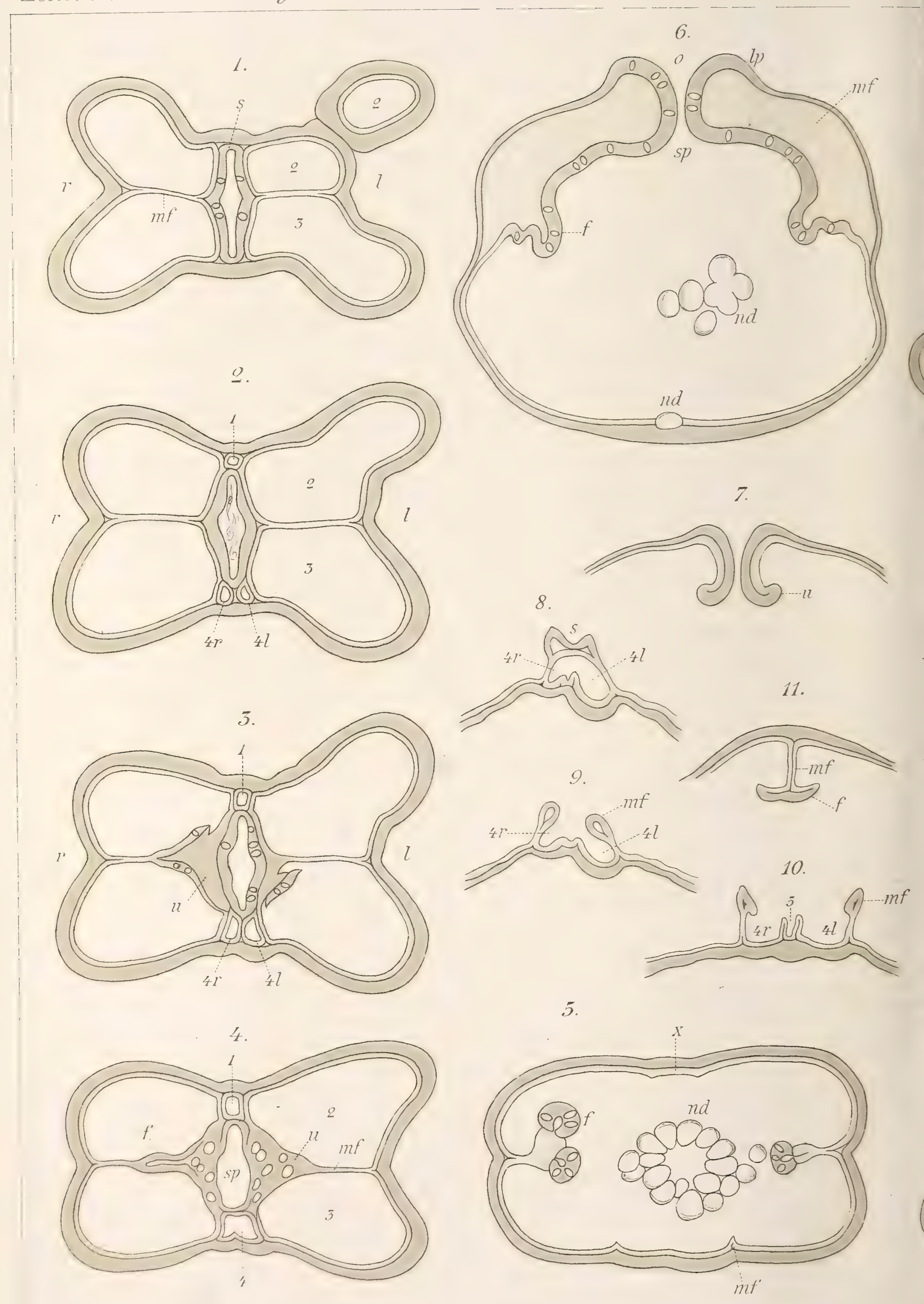


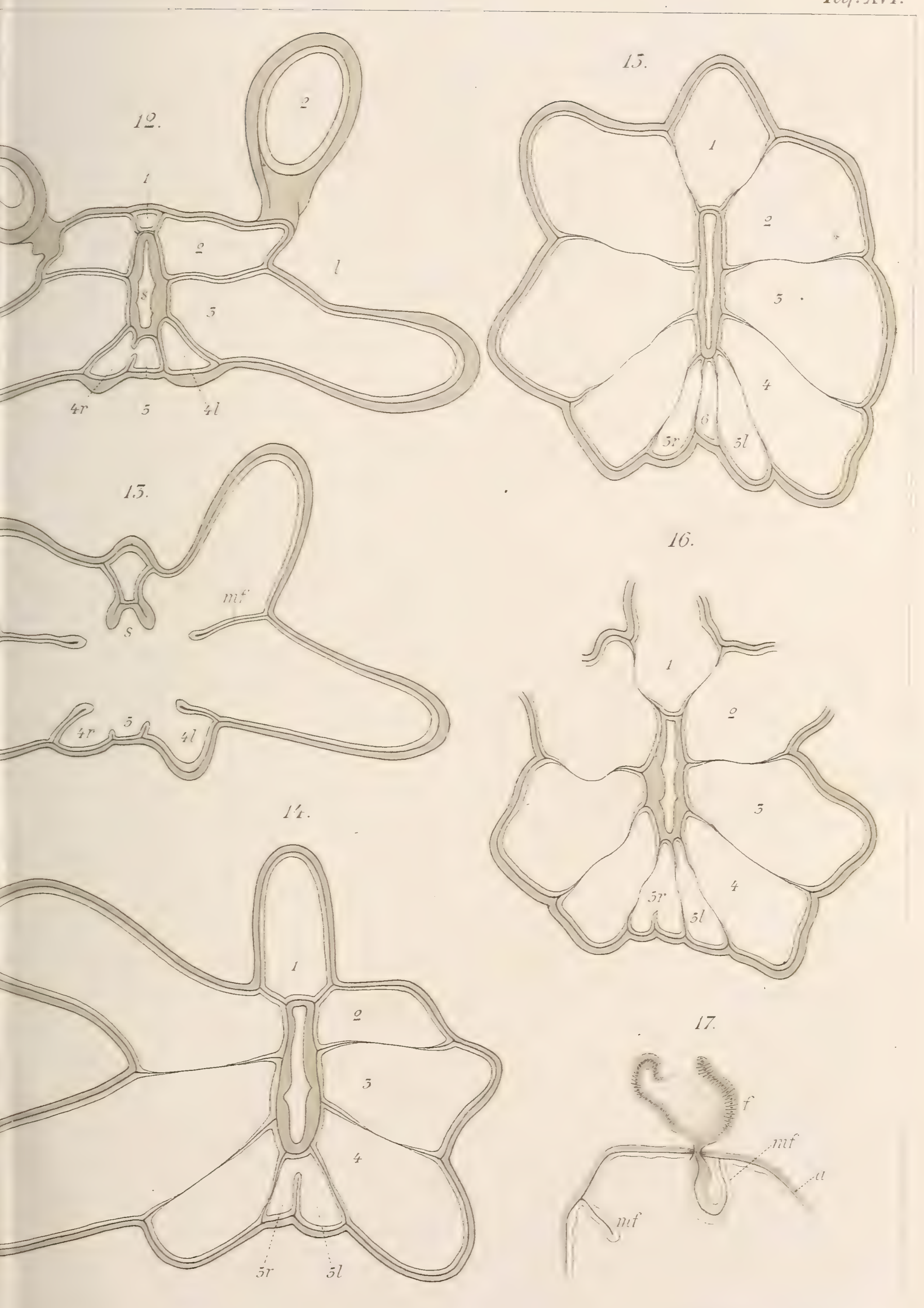


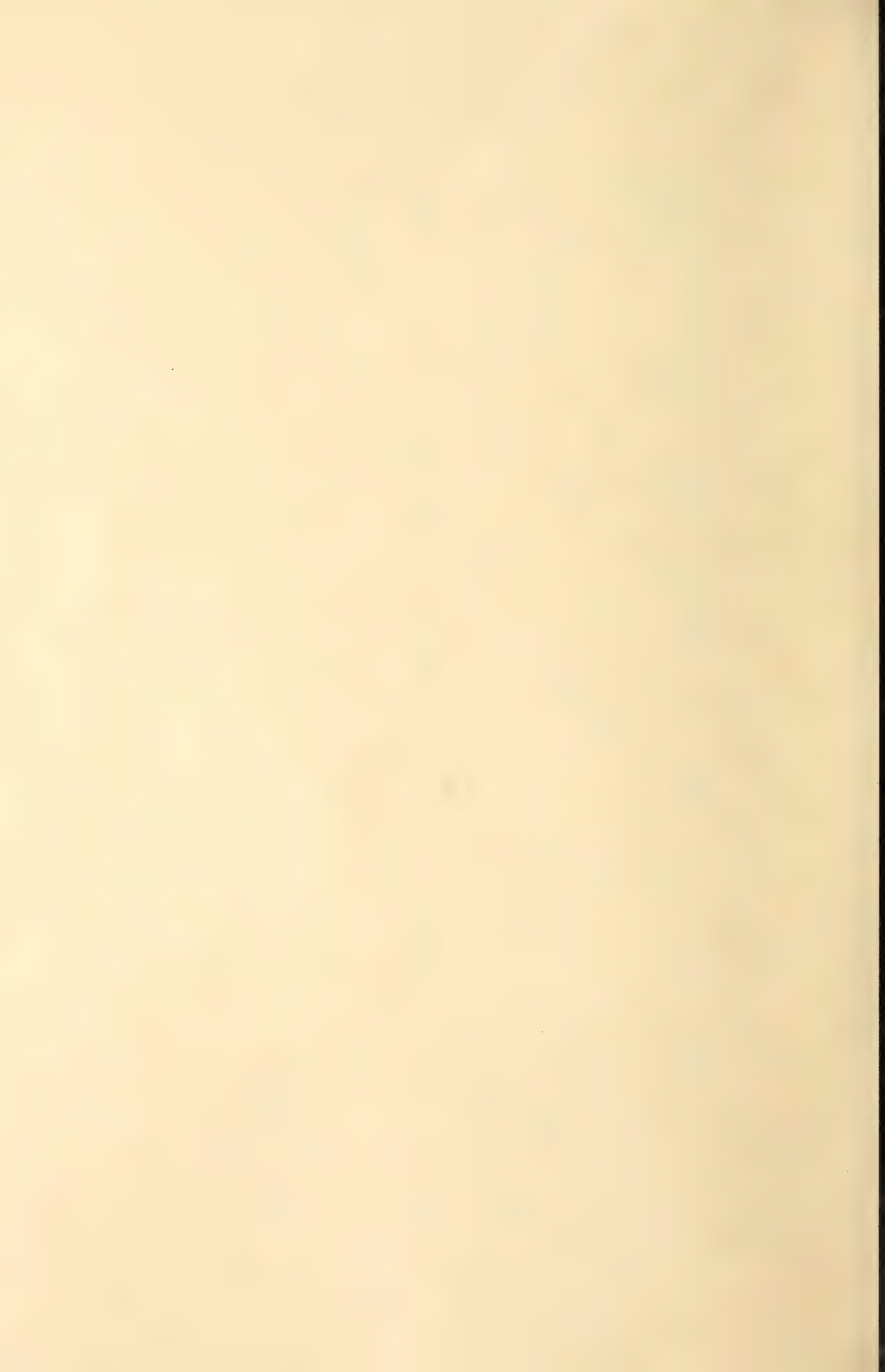
J. Hepke gez.
Verlag v. Wilhelm Engelmann

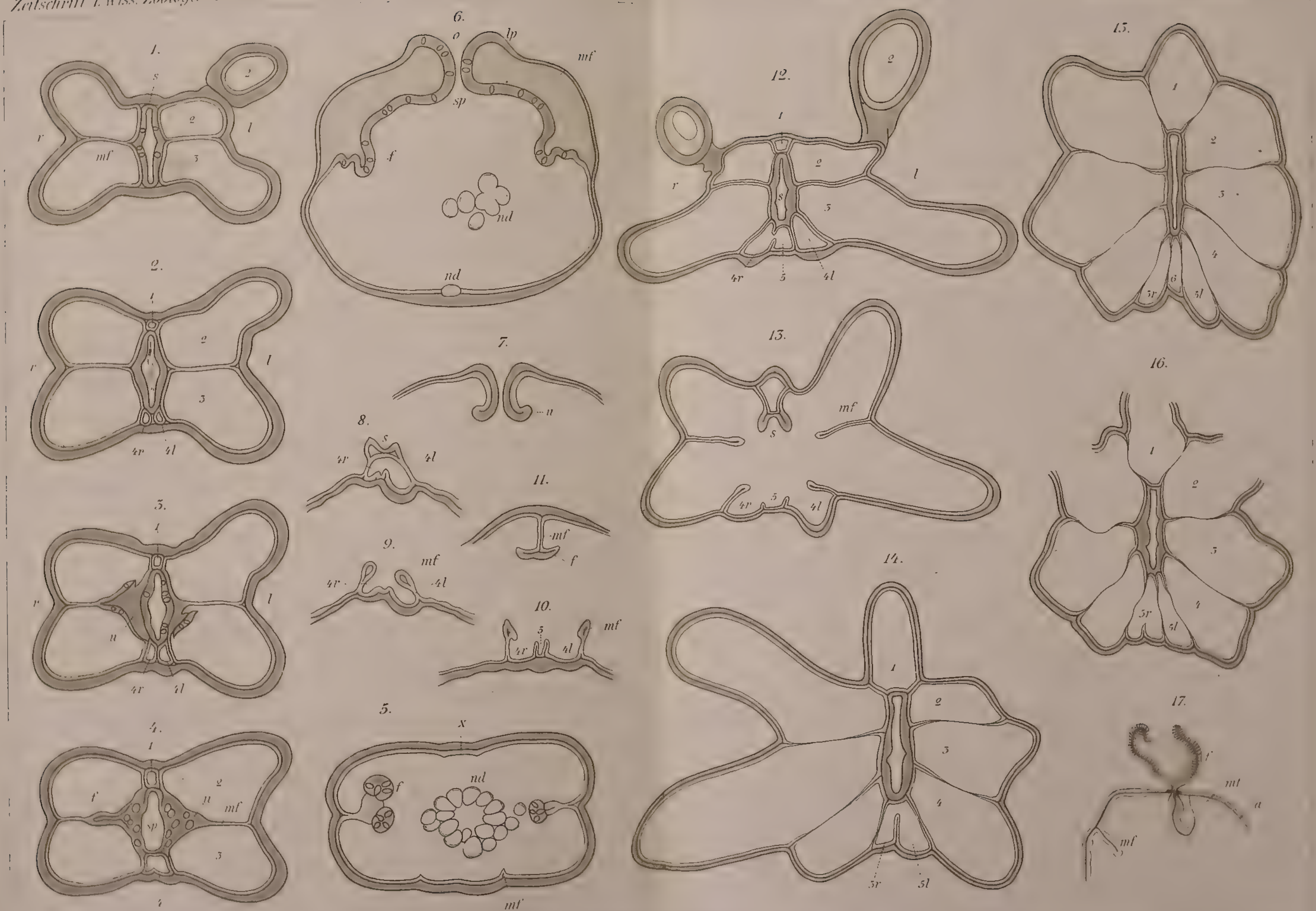




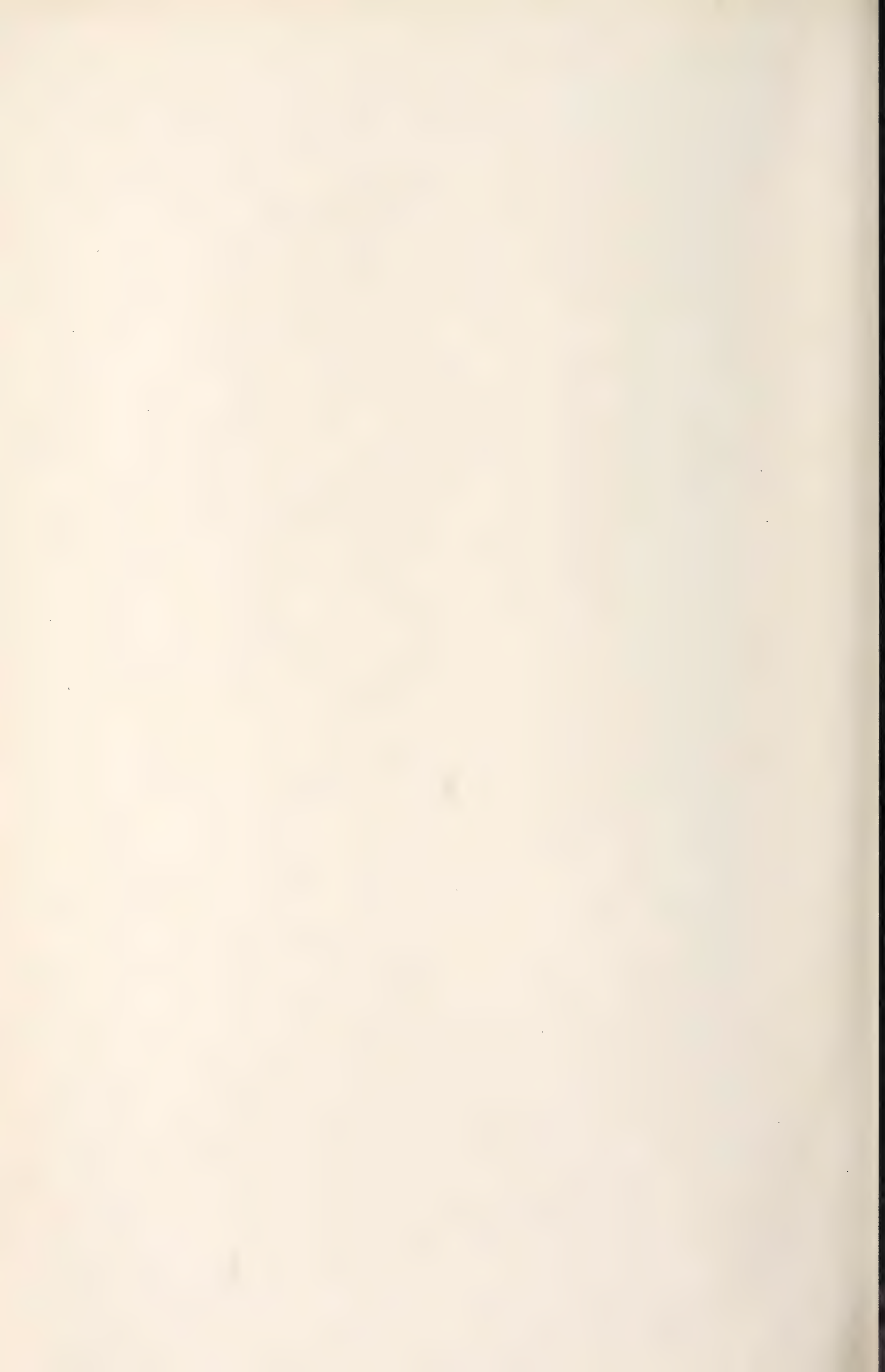

1.
s
2
r
mf
2
3
l
2.
1
2
r
l
3
4r
4l
3.
1
r
l
u
4r
4l
4.
1
2
f
u
mf
sp
3
4
6.
o
lp
mf
sp
f
nd
nd
7.
u
8.
s
4r
4l
11.
mf
f
9.
mf
4r
4l
10.
mf
5
4r
4l
5.
x
f
nd
mf

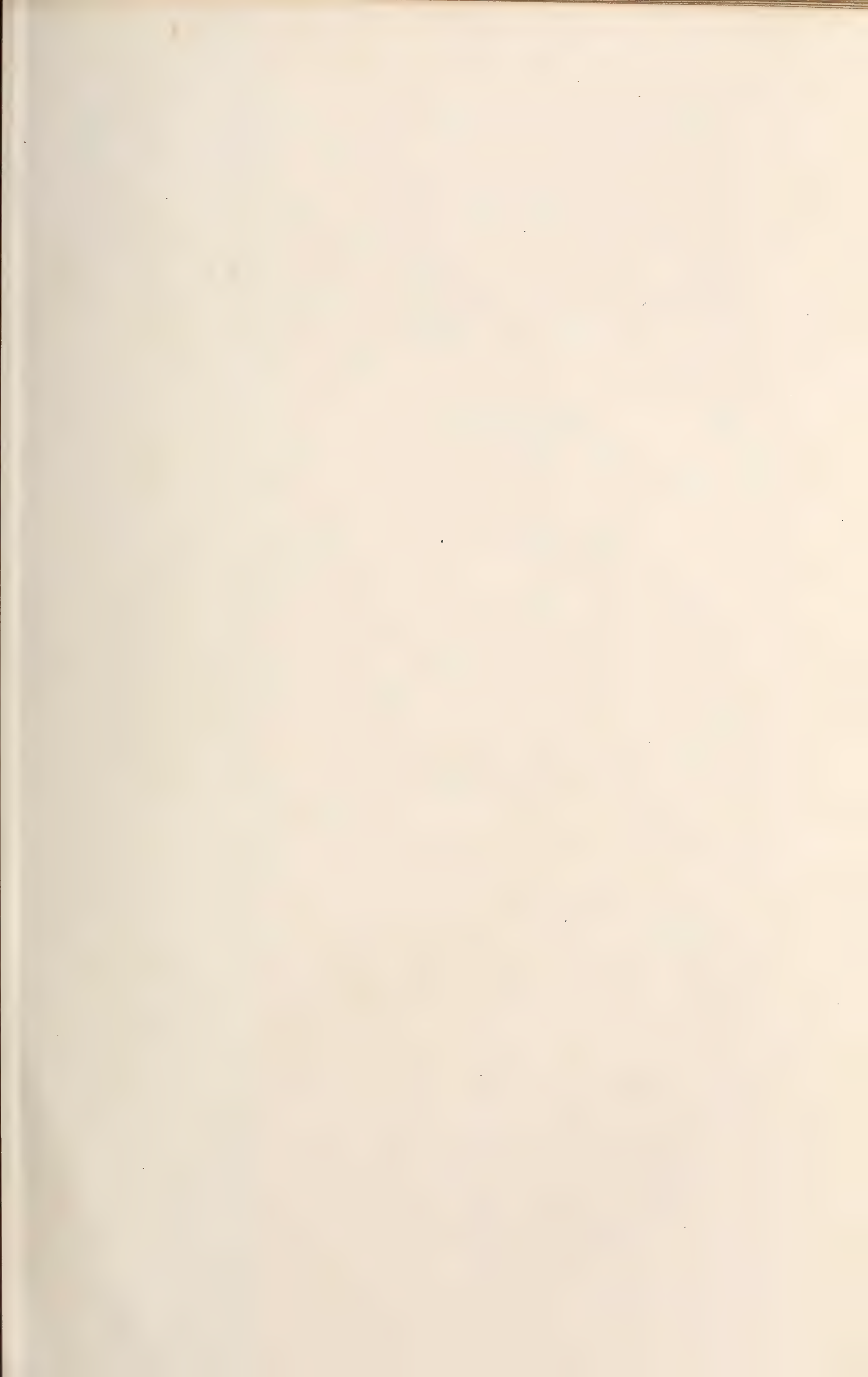

12.
1
2
2
s
3
l
4r
5
4l
13.
mf
s
4r
5
4l
14.
1
2
3
4
5r
5l
15.
1
2
3
4
6
5r
5l
16.
1
2
3
4
5r
5l
17.
f
mf
a
mf

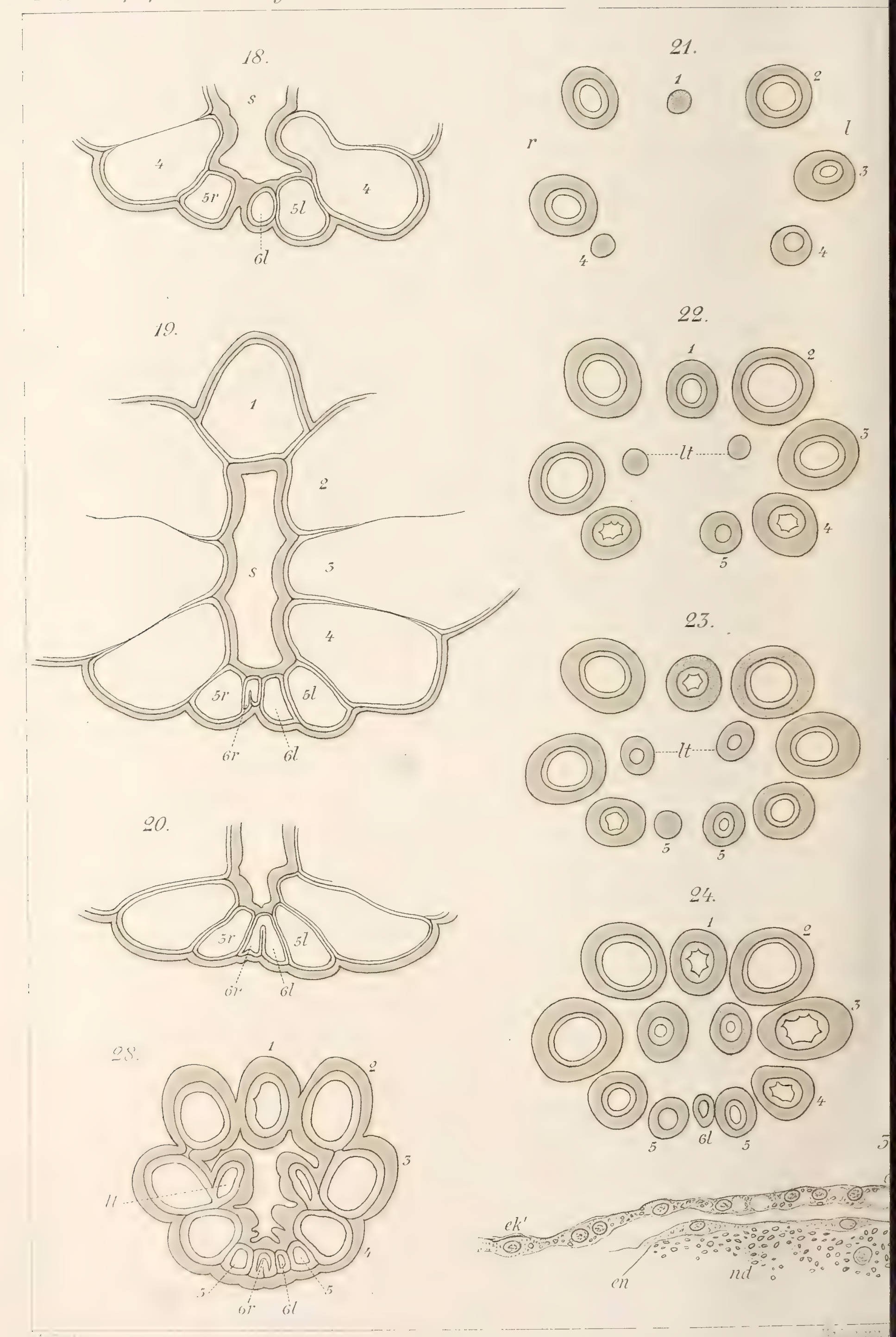


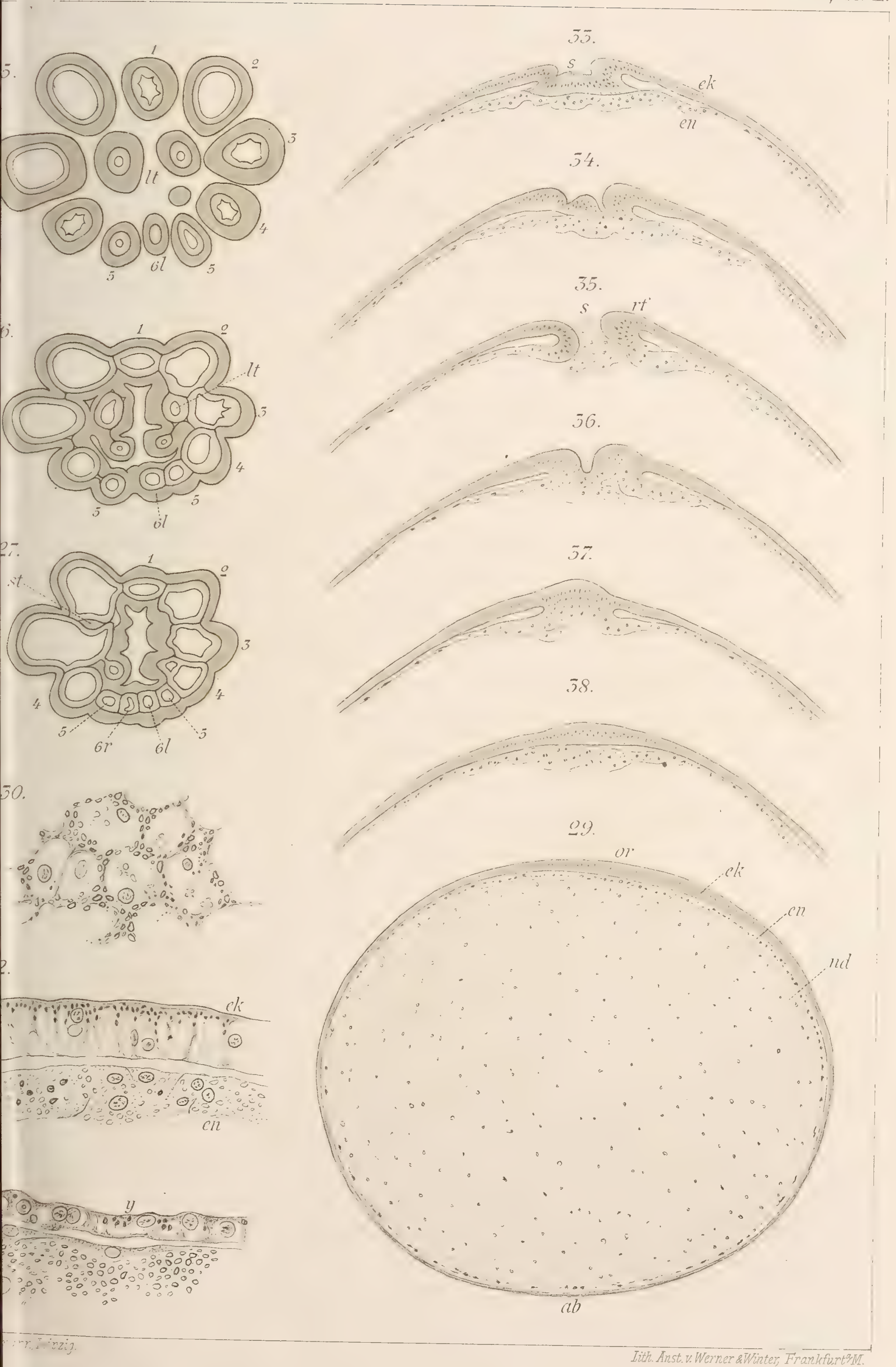


Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

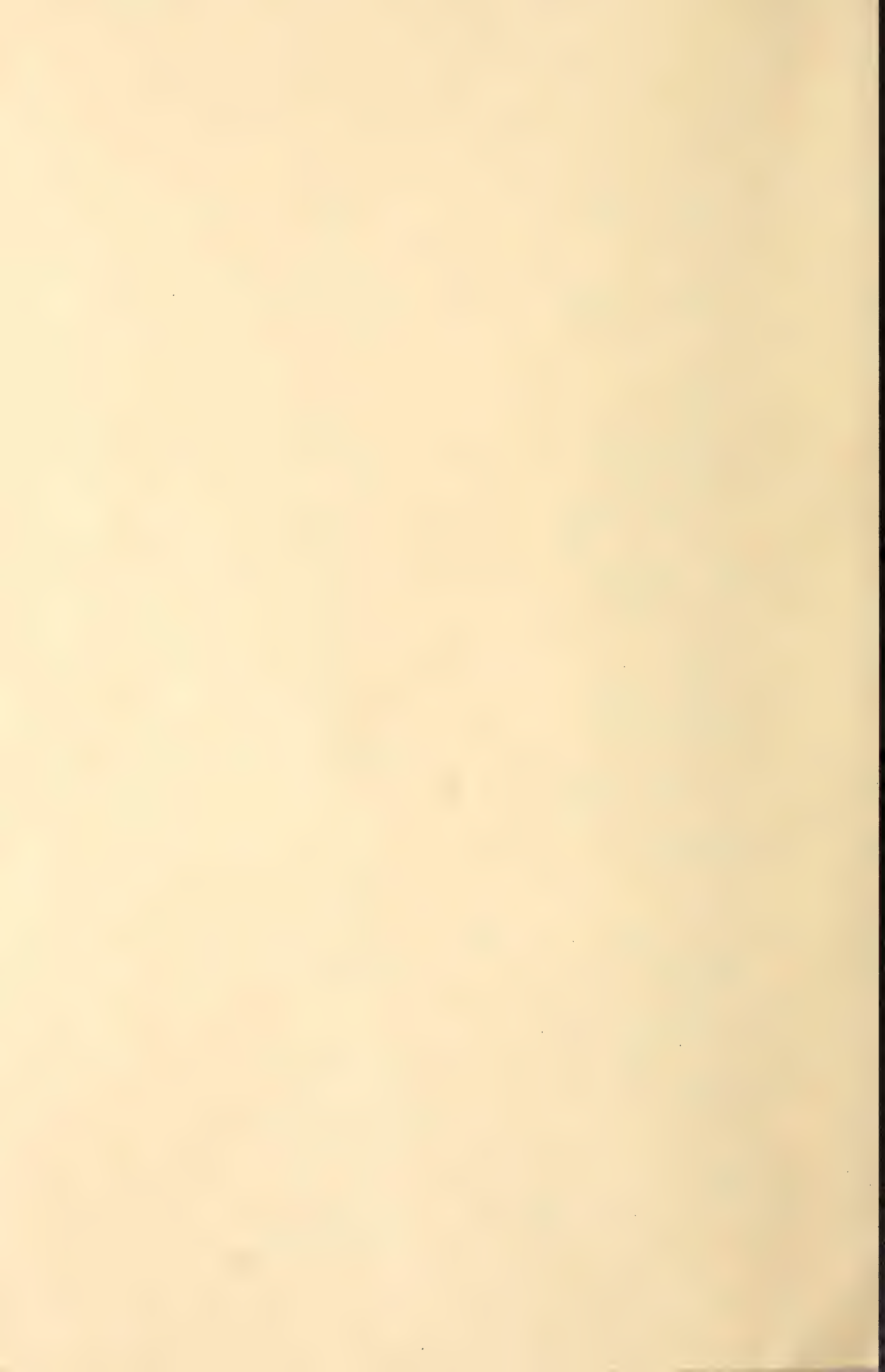


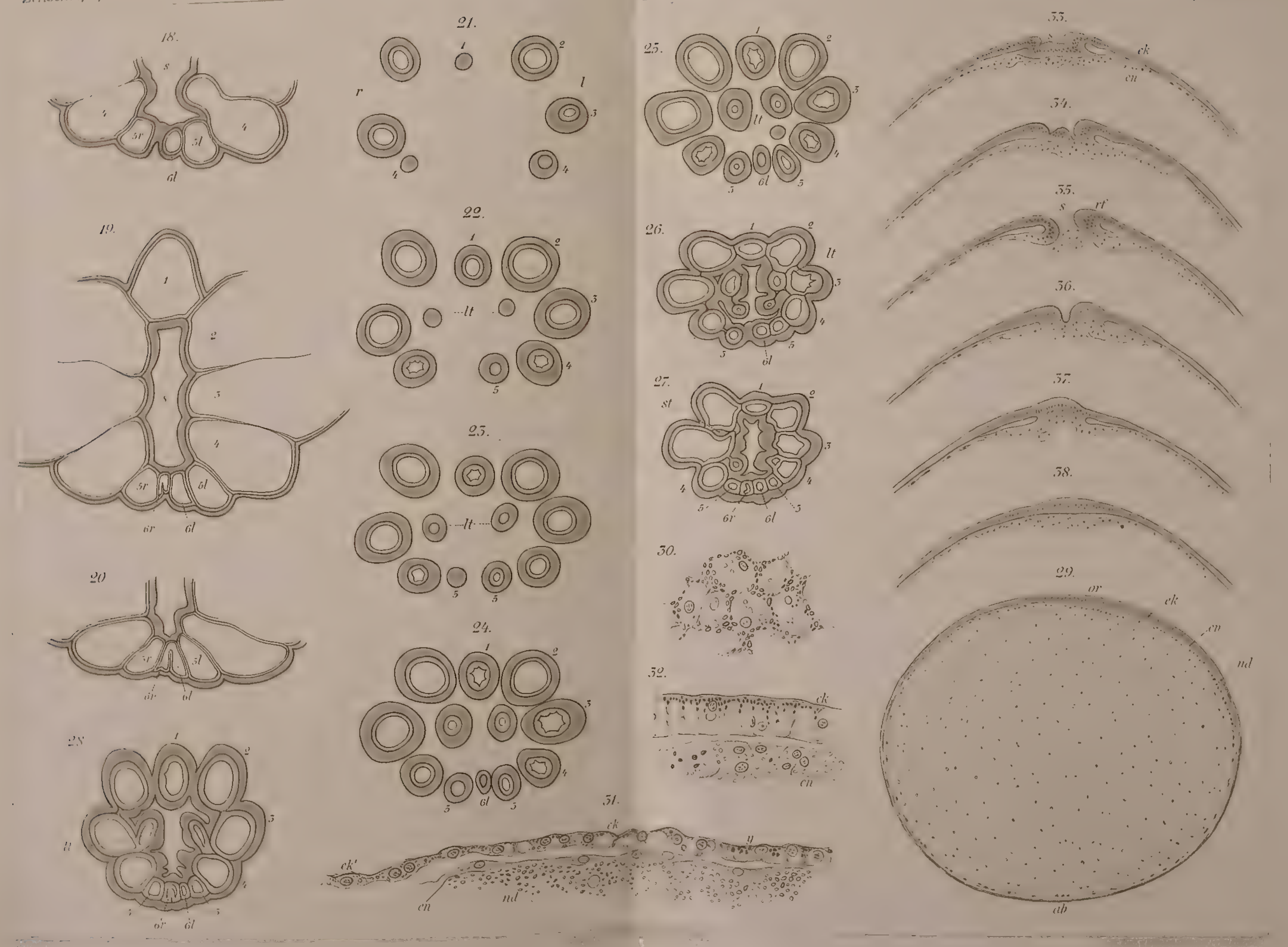



18.
s
4
5r
5l
4
6l
19.
1
2
s
3
4
5r
5l
6r
6l
20.
5r
5l
6r
6l
28.
1
2
3
ll
4
5
6r
6l
5
21.
1
2
r
l
3
4
4
22.
1
2
lt
3
4
5
23.
lt
5
5
24.
1
2
3
4
5
6l
5
ek'
en
nd

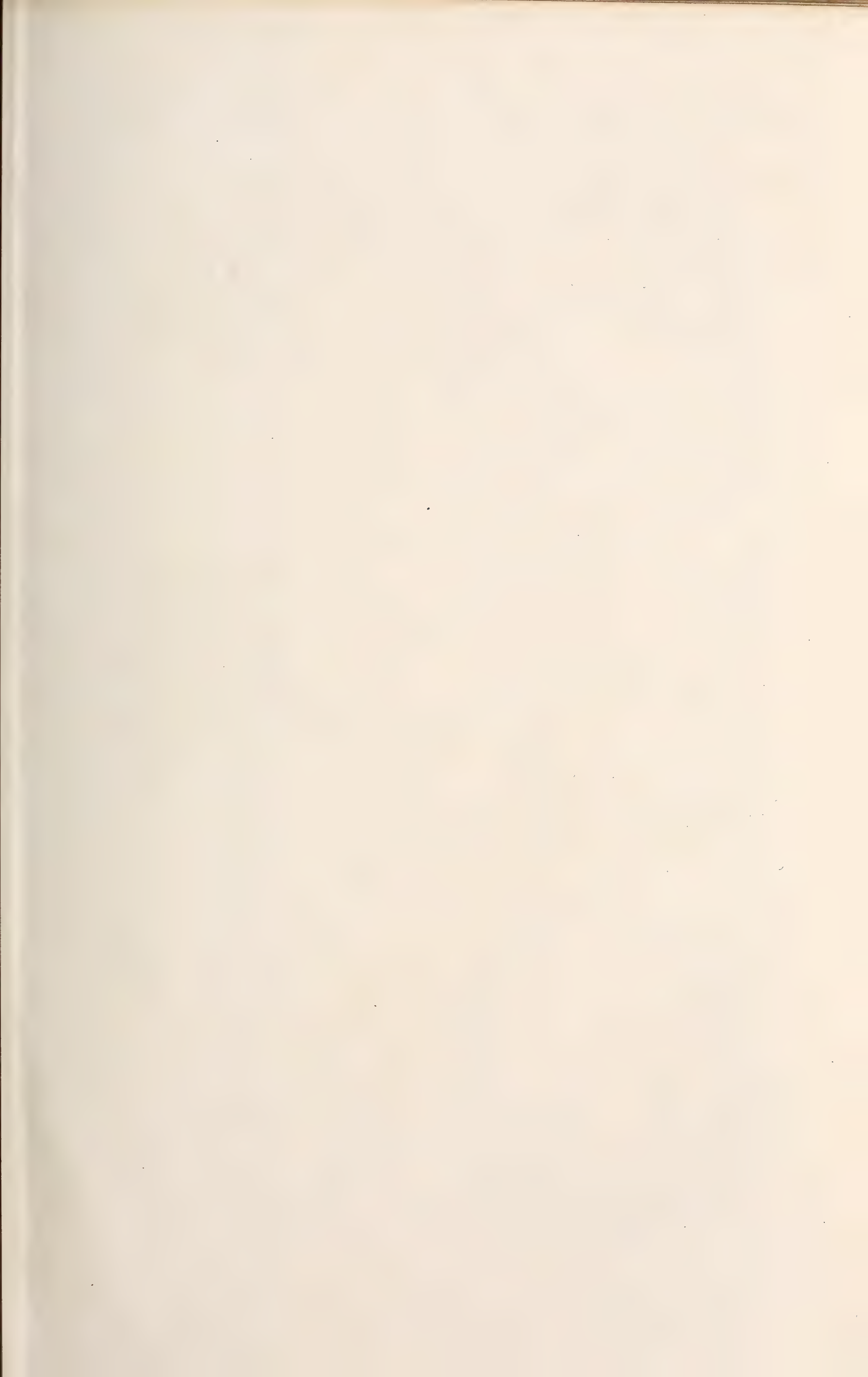


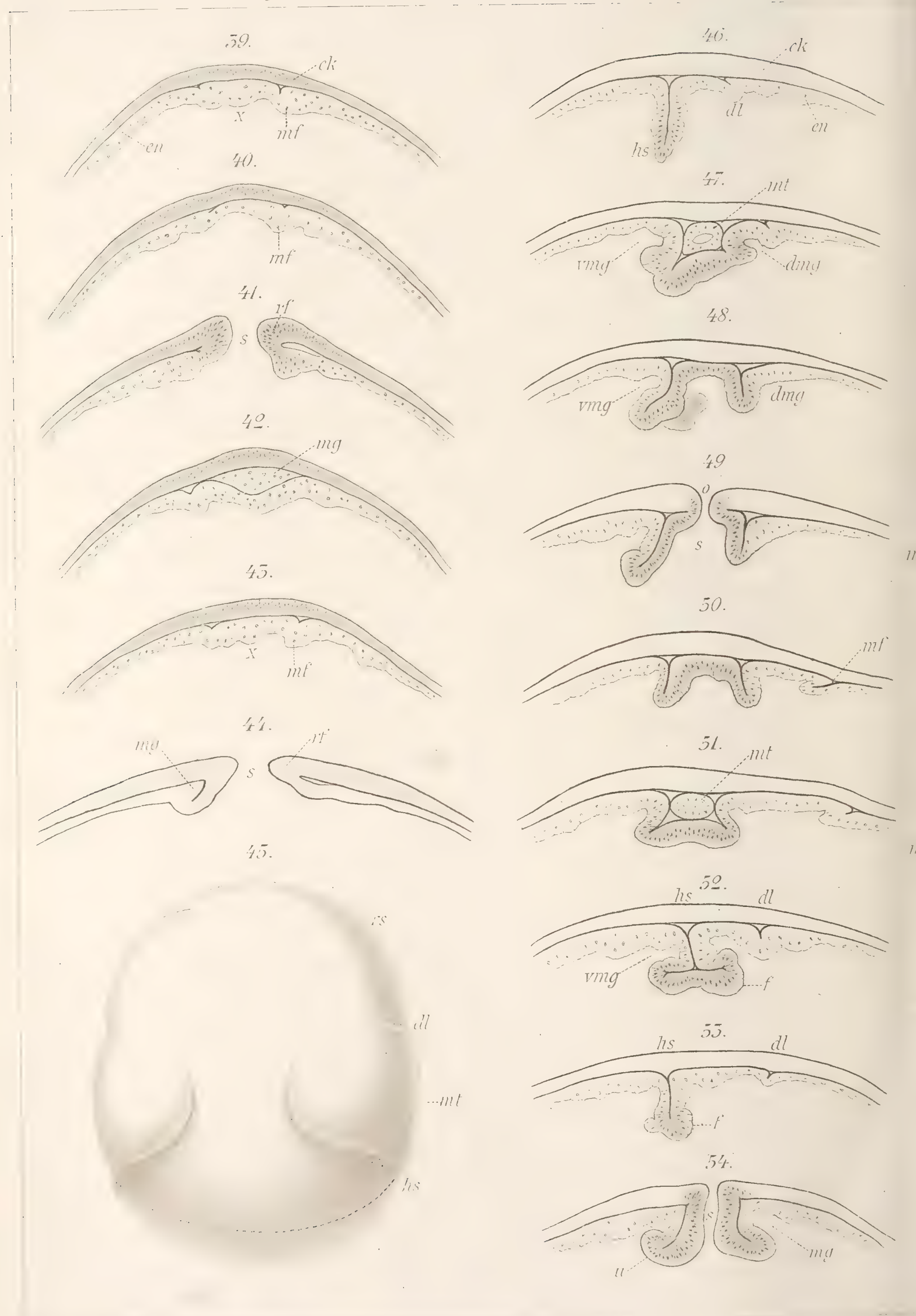
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

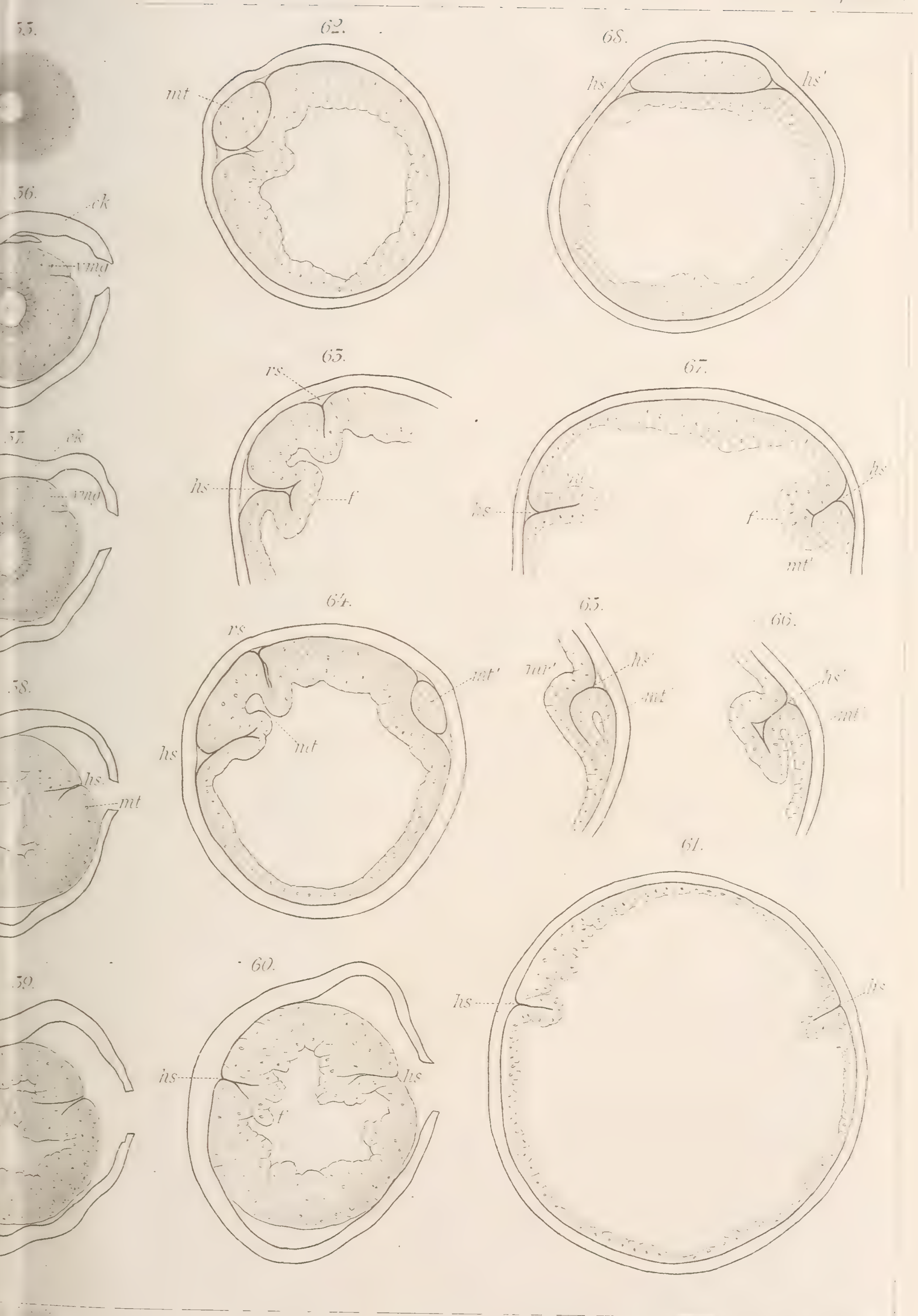


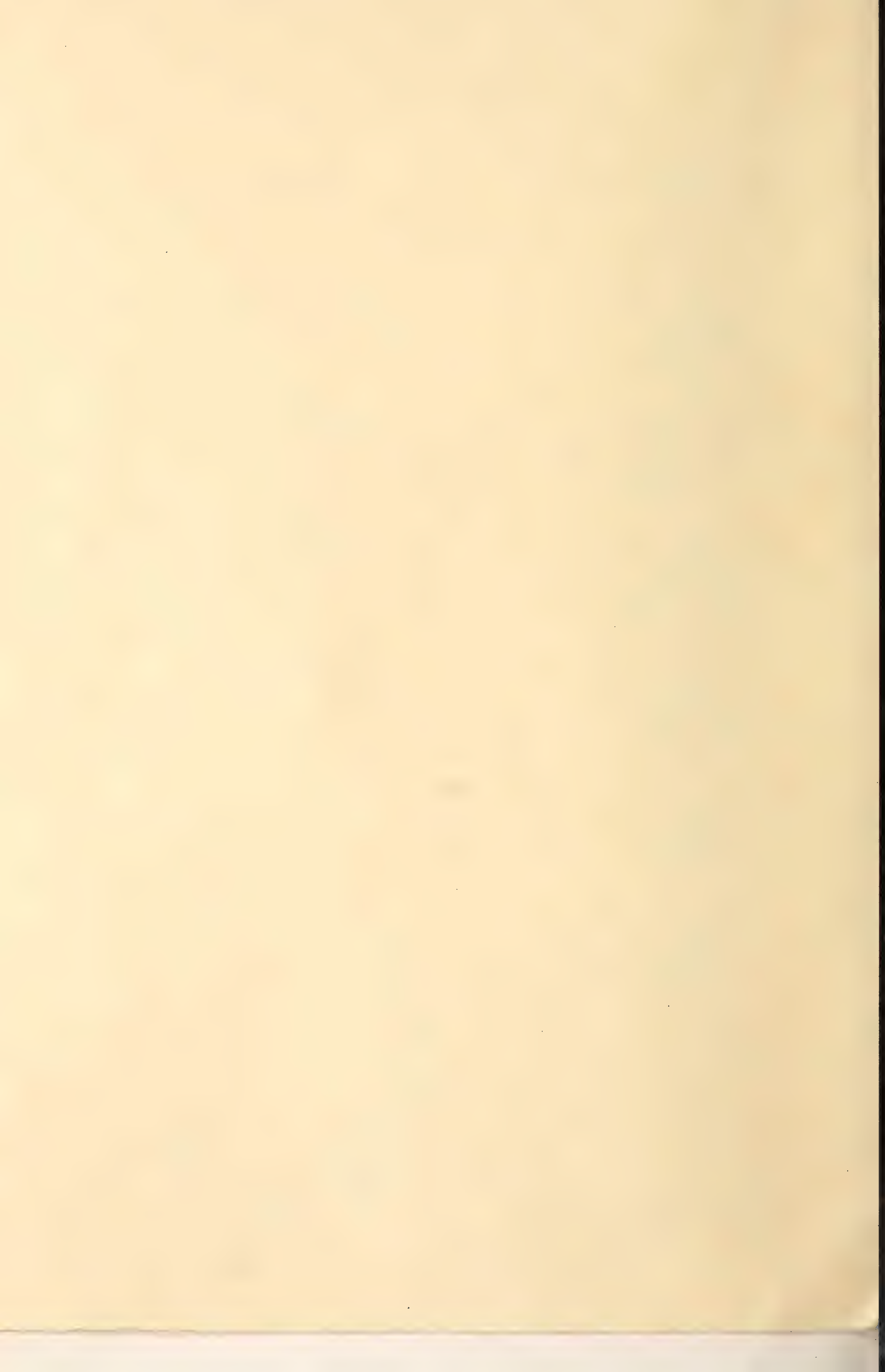

18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.
29.
30.
31.
32.
33.
34.
35.
36.
37.
38.
lt
ck
cn
nd
or
ab
st
ck'
rf

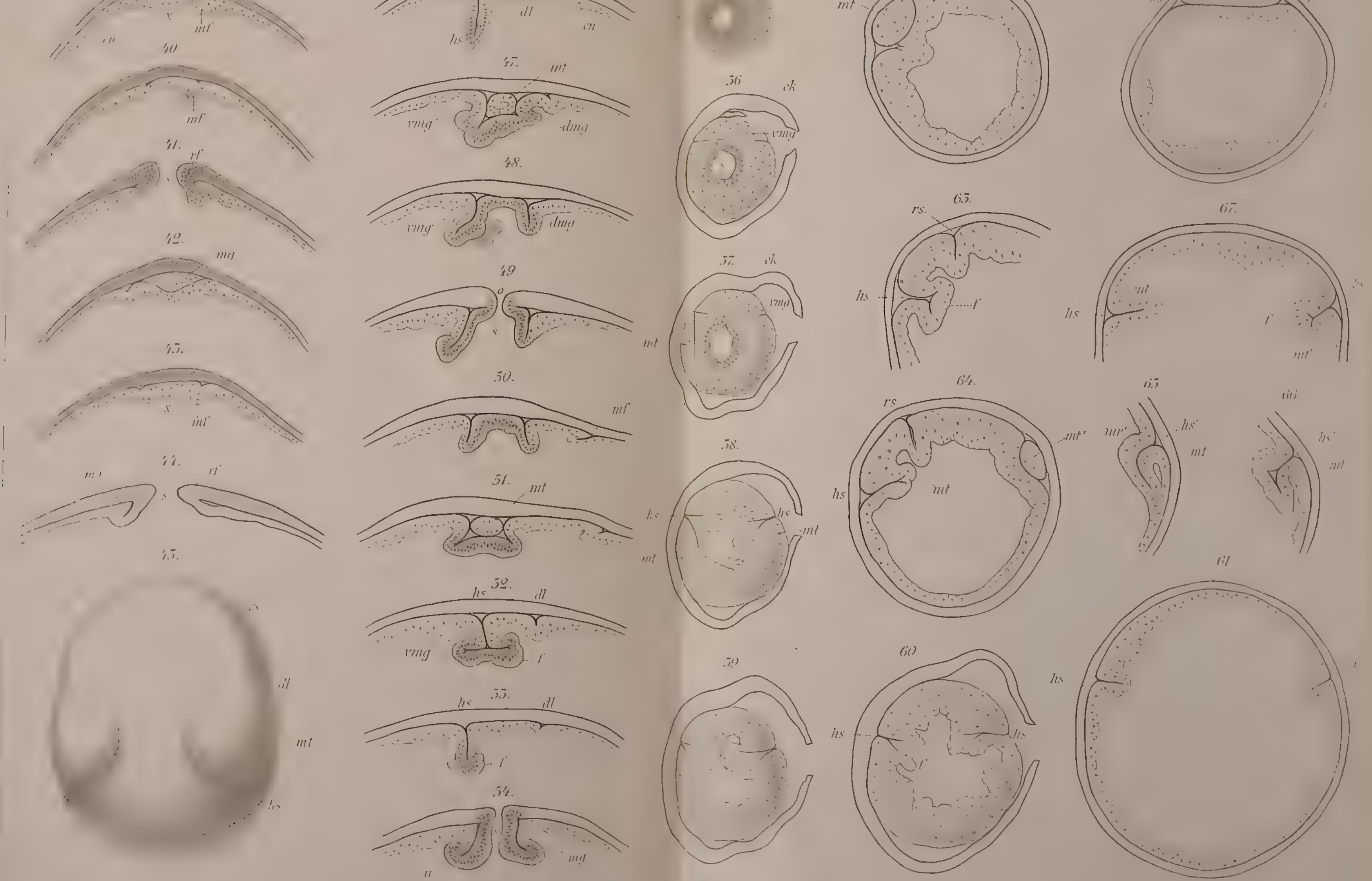




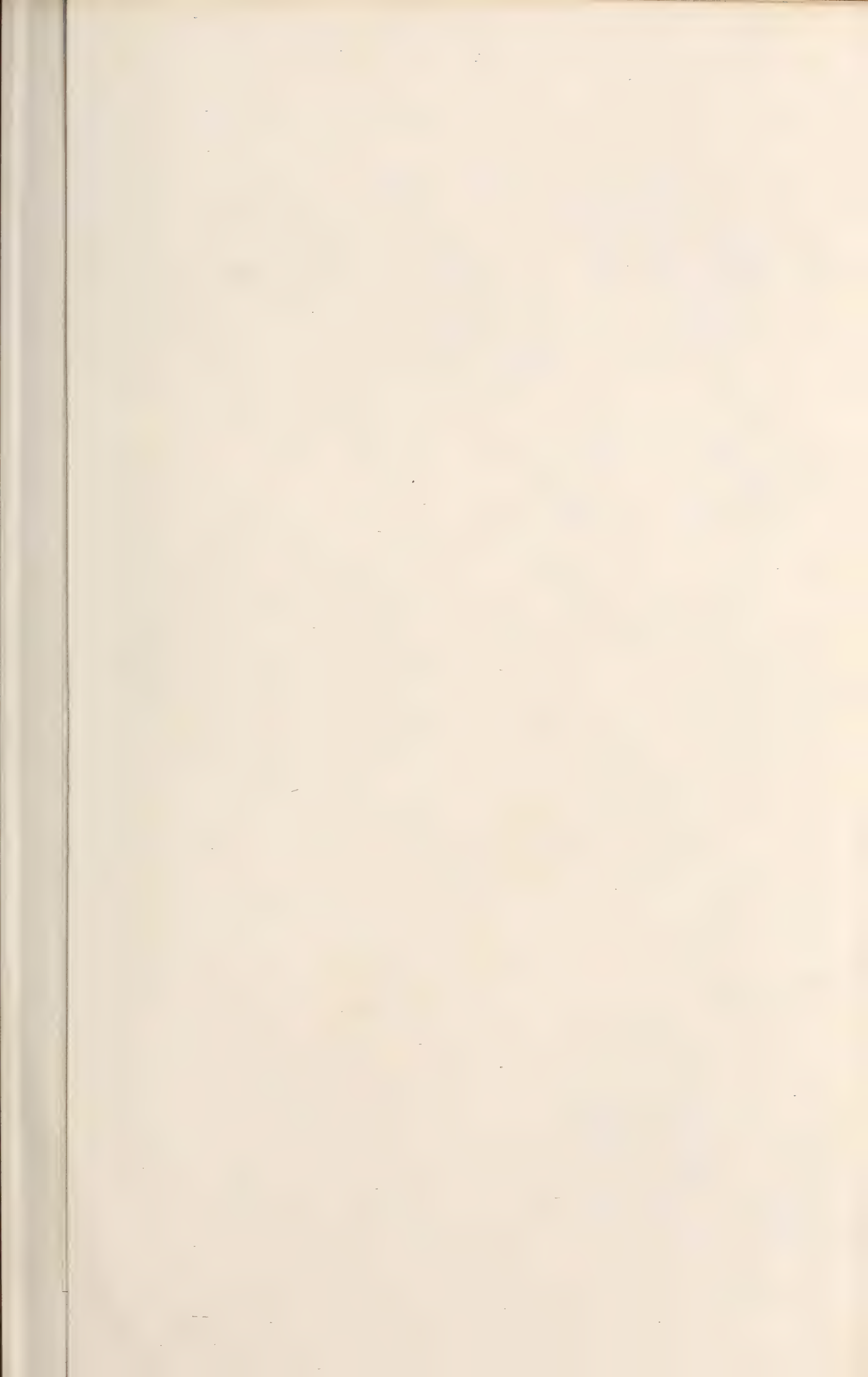

39.
ck
x
mf
en
40.
mf
41.
rf
s
42.
mg
43.
x
mf
44.
mg
s
rf
45.
rs
dl
mt
hs
46.
ck
dl
en
hs
47.
mt
vmg
dmg
48.
vmg
dmg
49
o
s
50.
mf
51.
mt
52.
hs
dl
vmg
f
53.
hs
dl
f
54.
s
mg
u

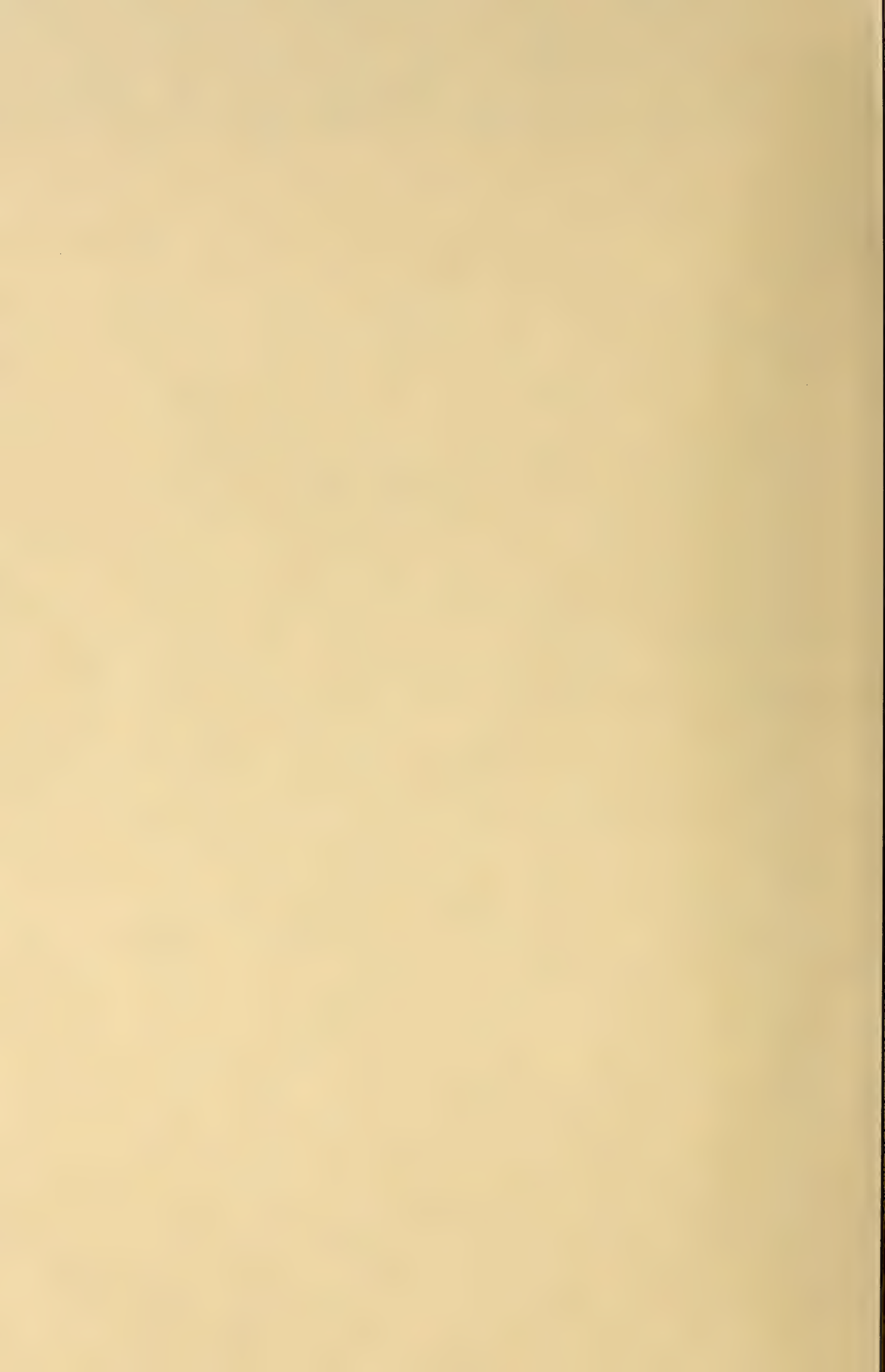

55.
56.
ck
vmd
57.
ck
vmd
58.
hs
mt
59.
62.
mt
63.
rs
hs
f
64.
rs
hs
mt
mt'
60.
hs
hs
f
68.
hs
hs'
67.
hs
hs'
f
mt'
65.
mt'
hs'
mt
66.
hs'
mt'
61.
hs
hs



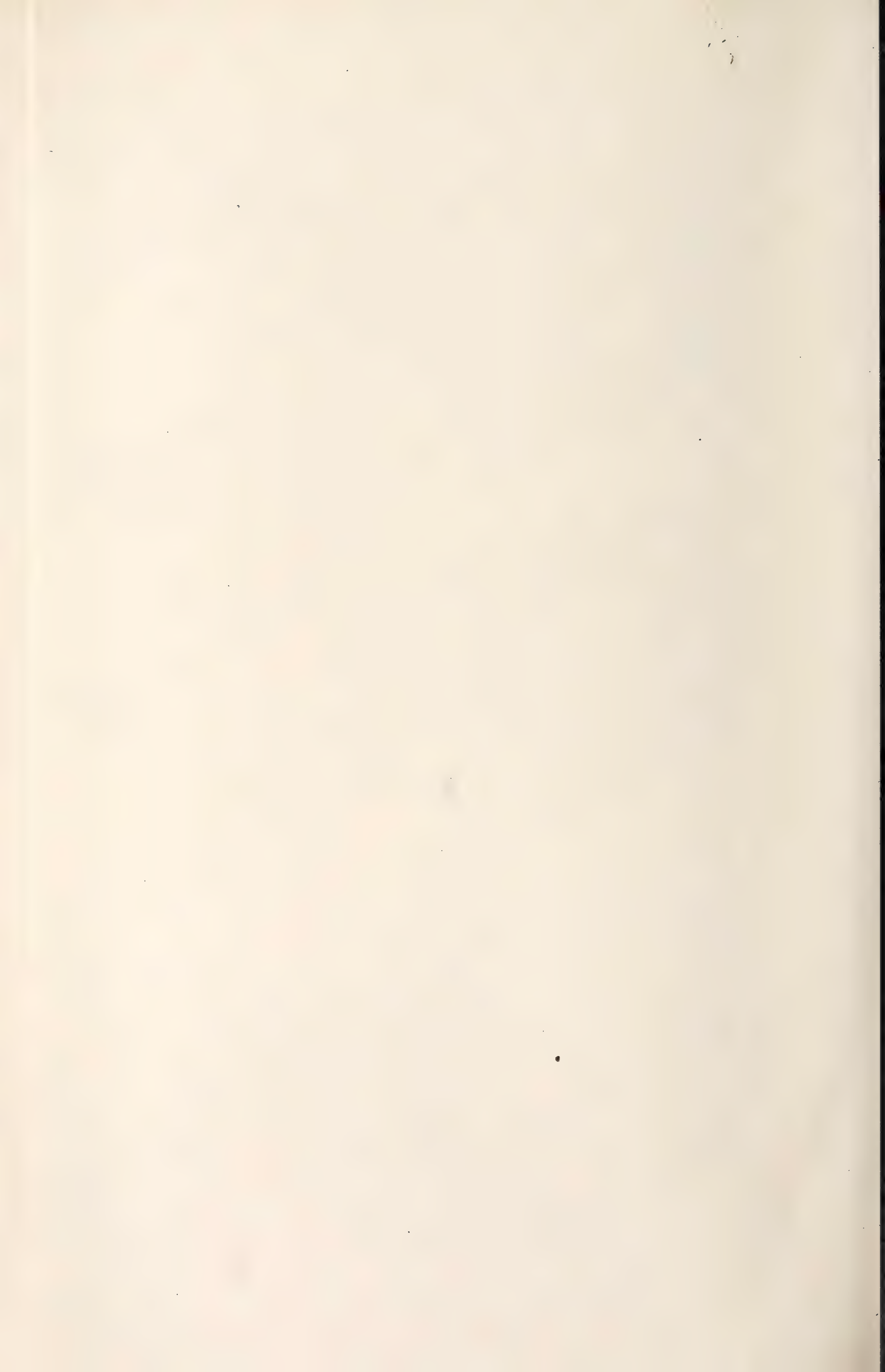


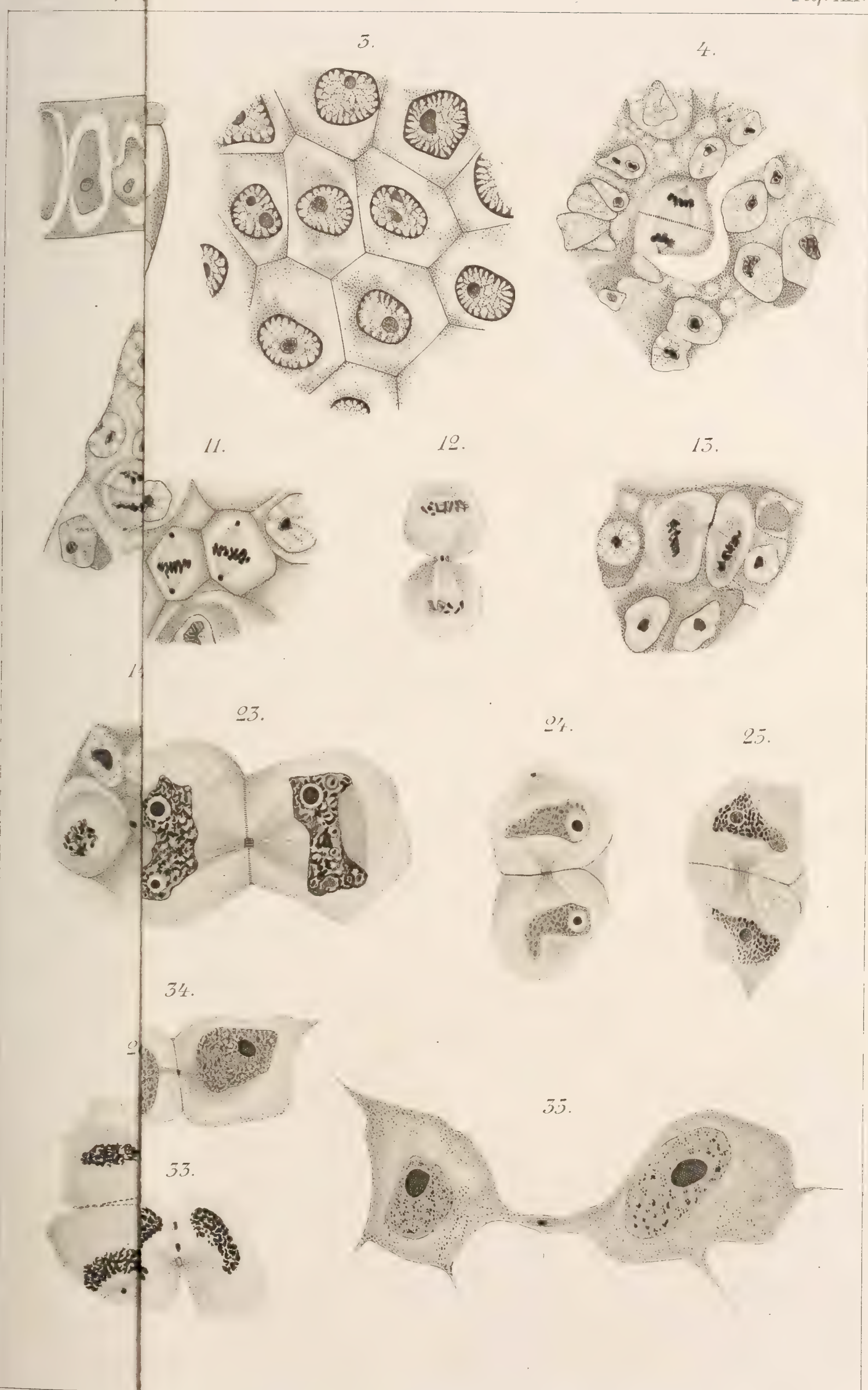







72
73
74.
75.
76
77.
78.
79.
80.
82.



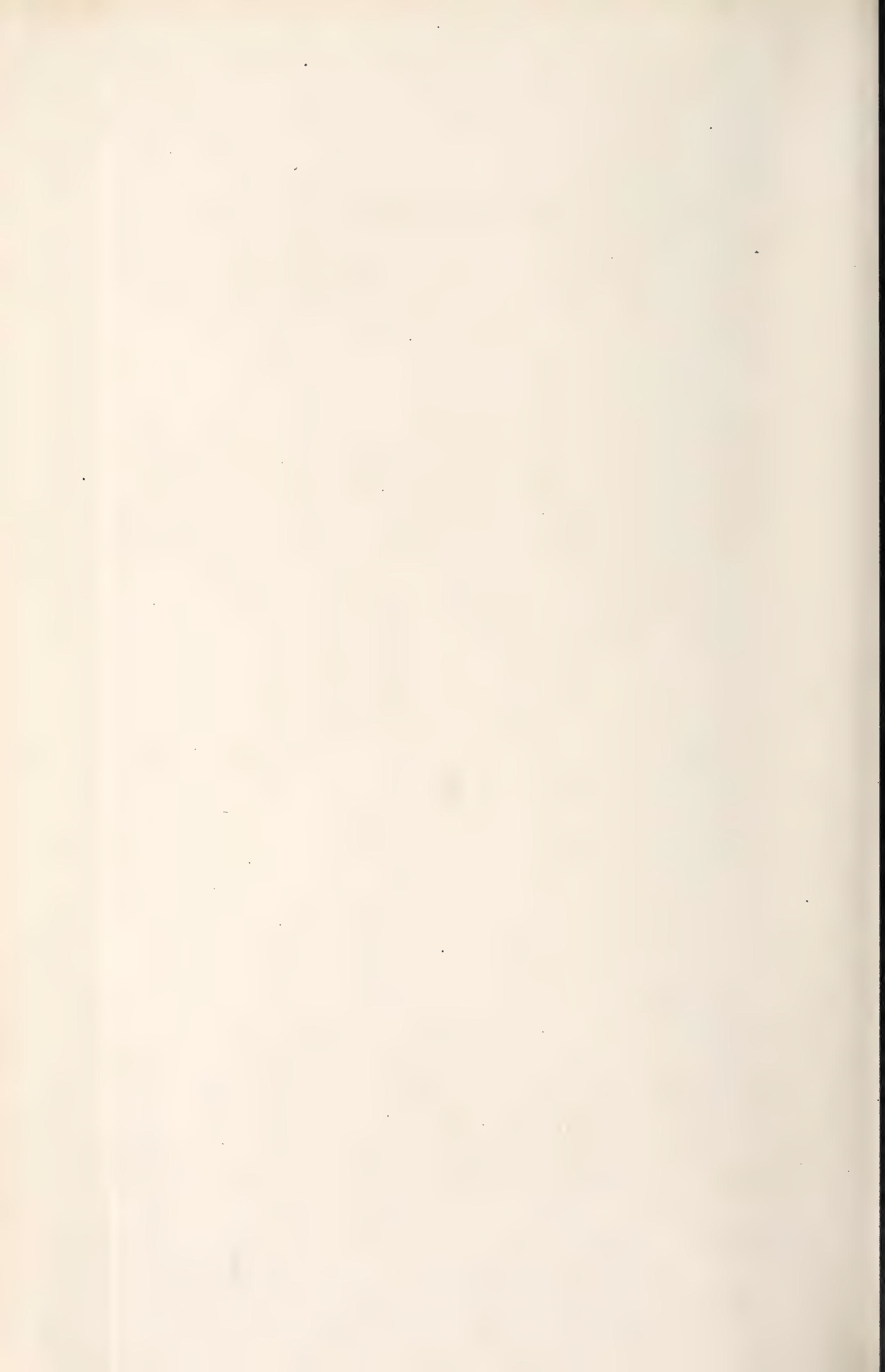


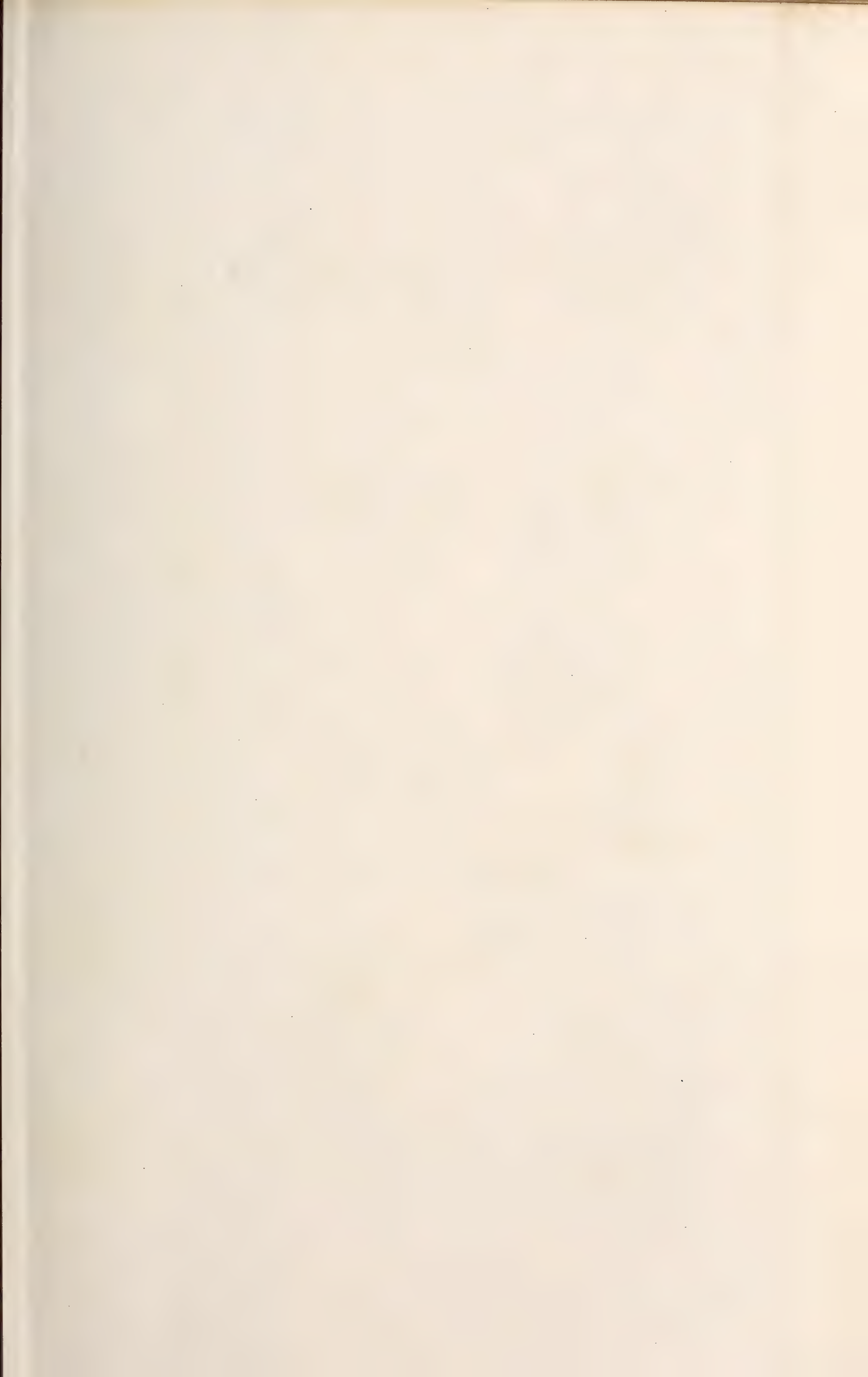
R. Wolfg. Hoffmann ge
Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

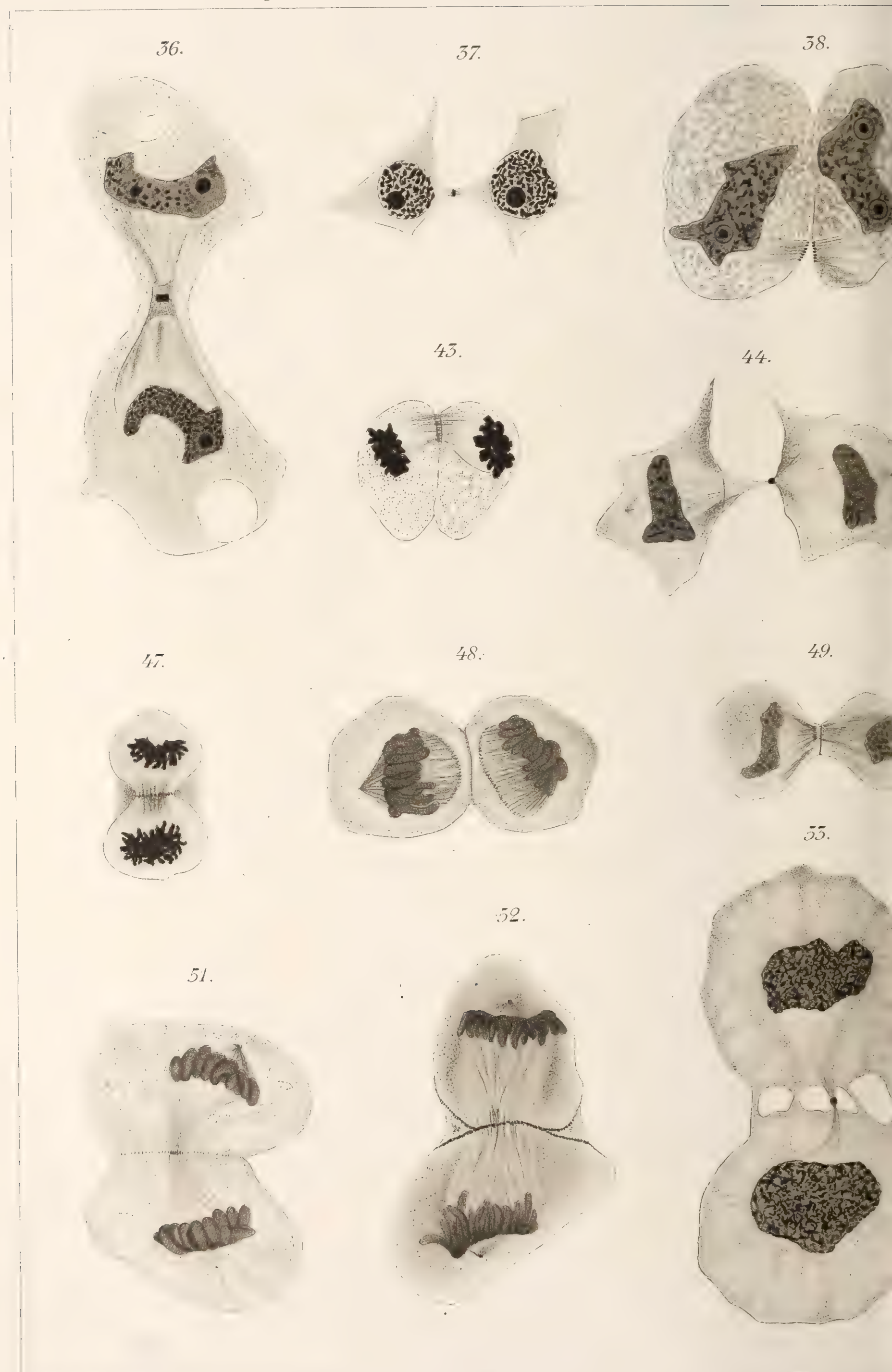




Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig

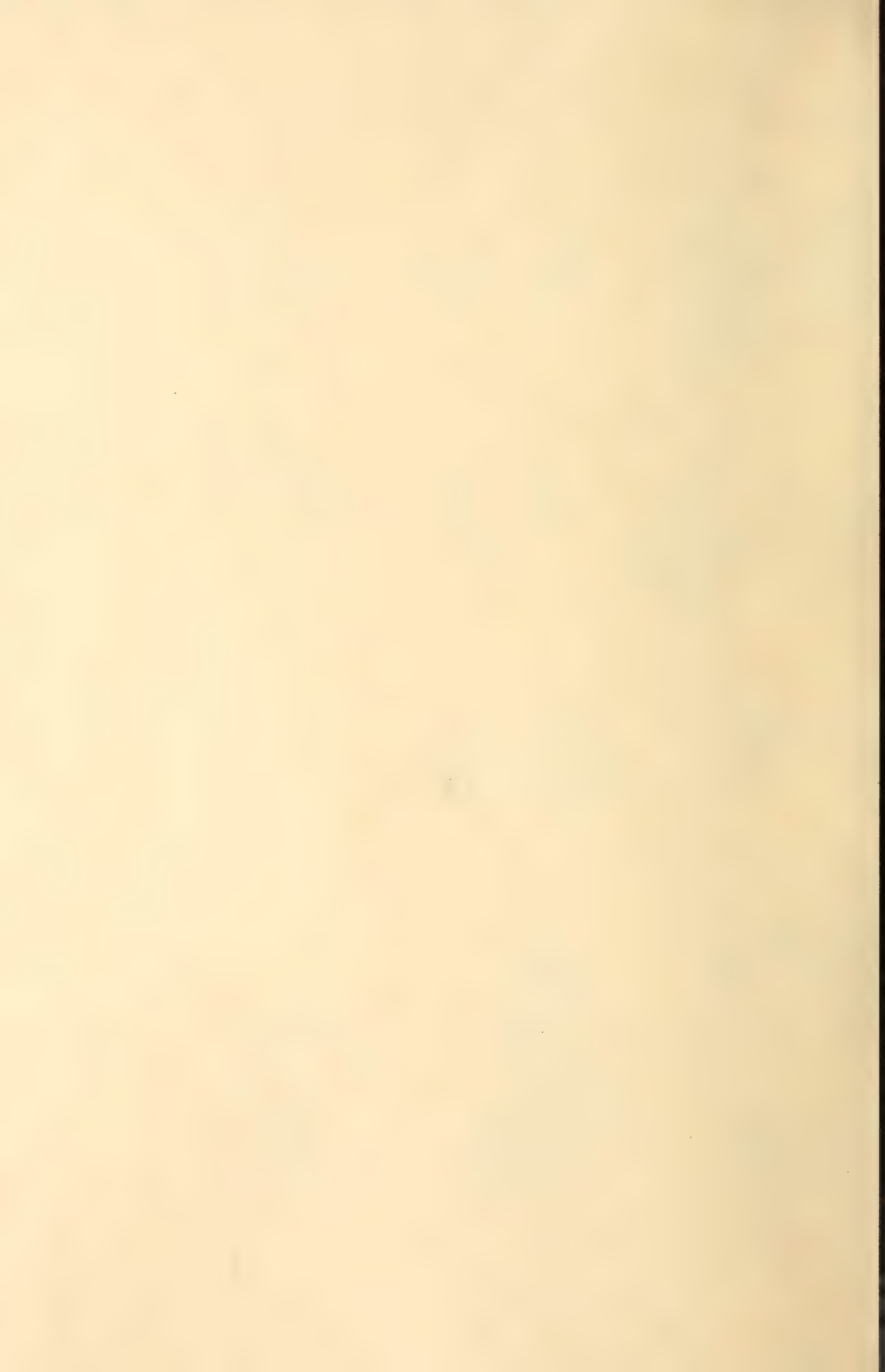





36.
37.
38.
43.
44.
47.
48.
49.
51.
52.
53.
Verlag vo



…nn, Leipzig.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



36. 37. 38. 39. 40. 41. 42.

43. 44. 45. 46.

50.

47. 48. 49.

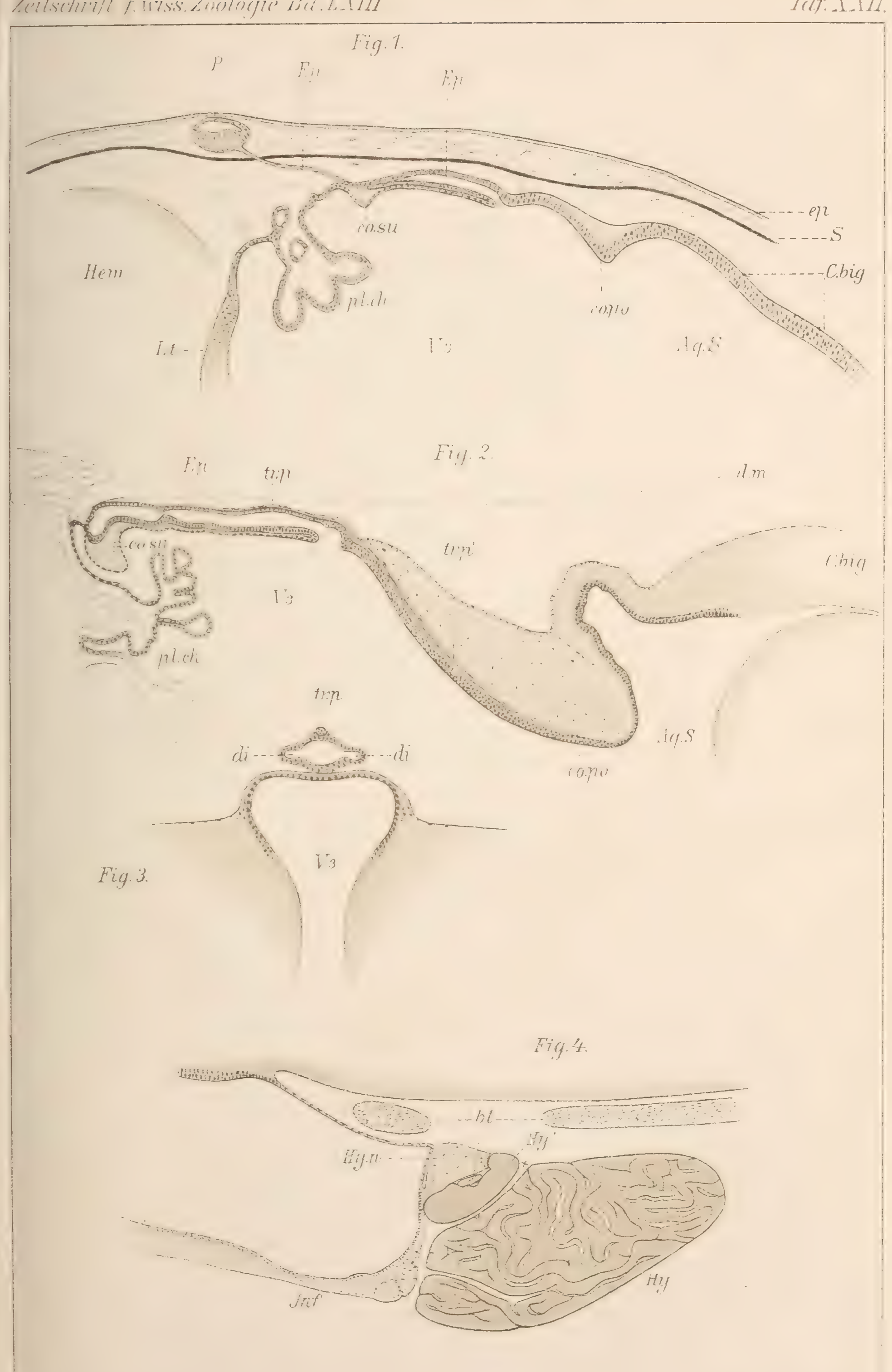
53. 54. 55. 56.

51. 52.

57. 58.

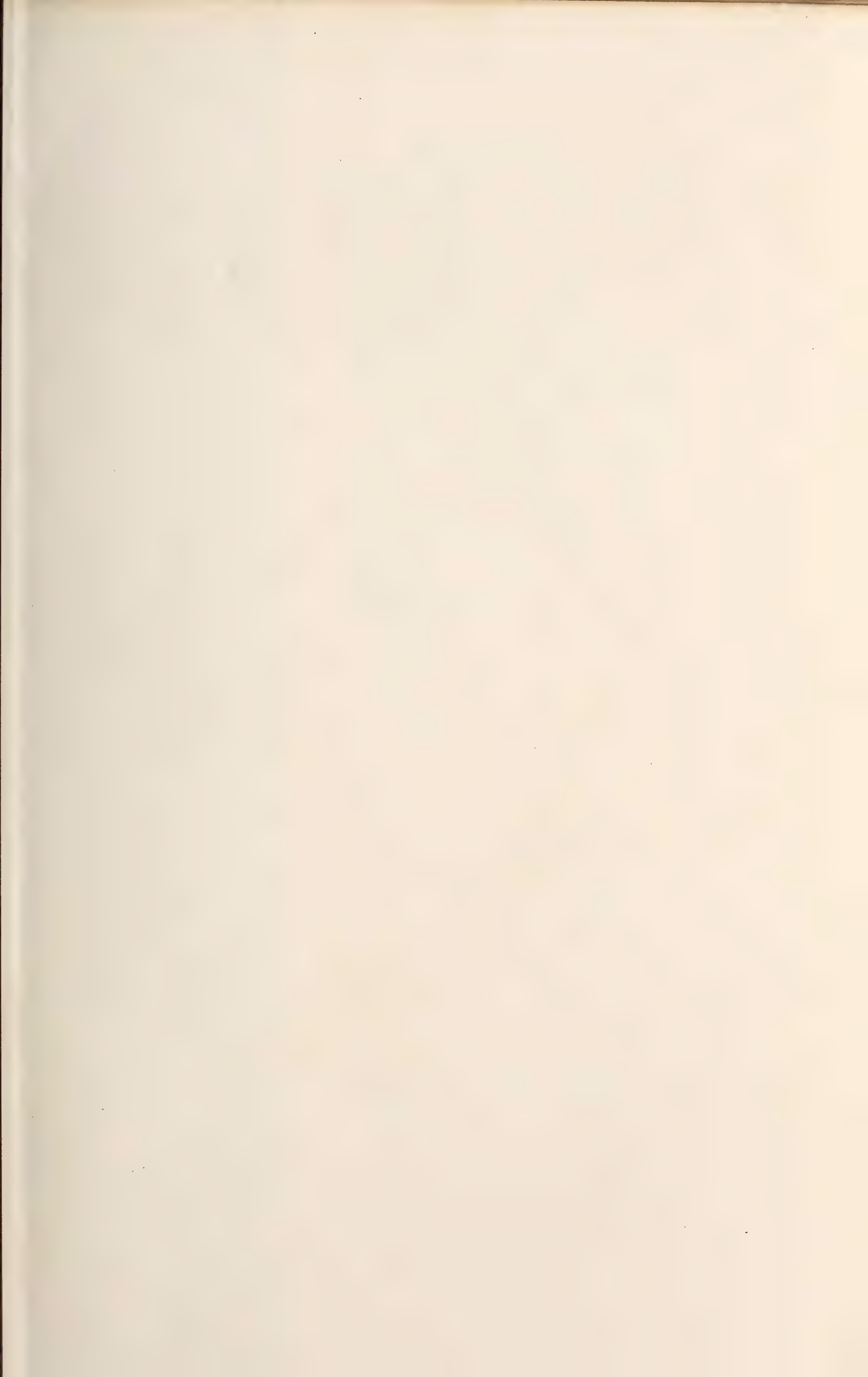
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M



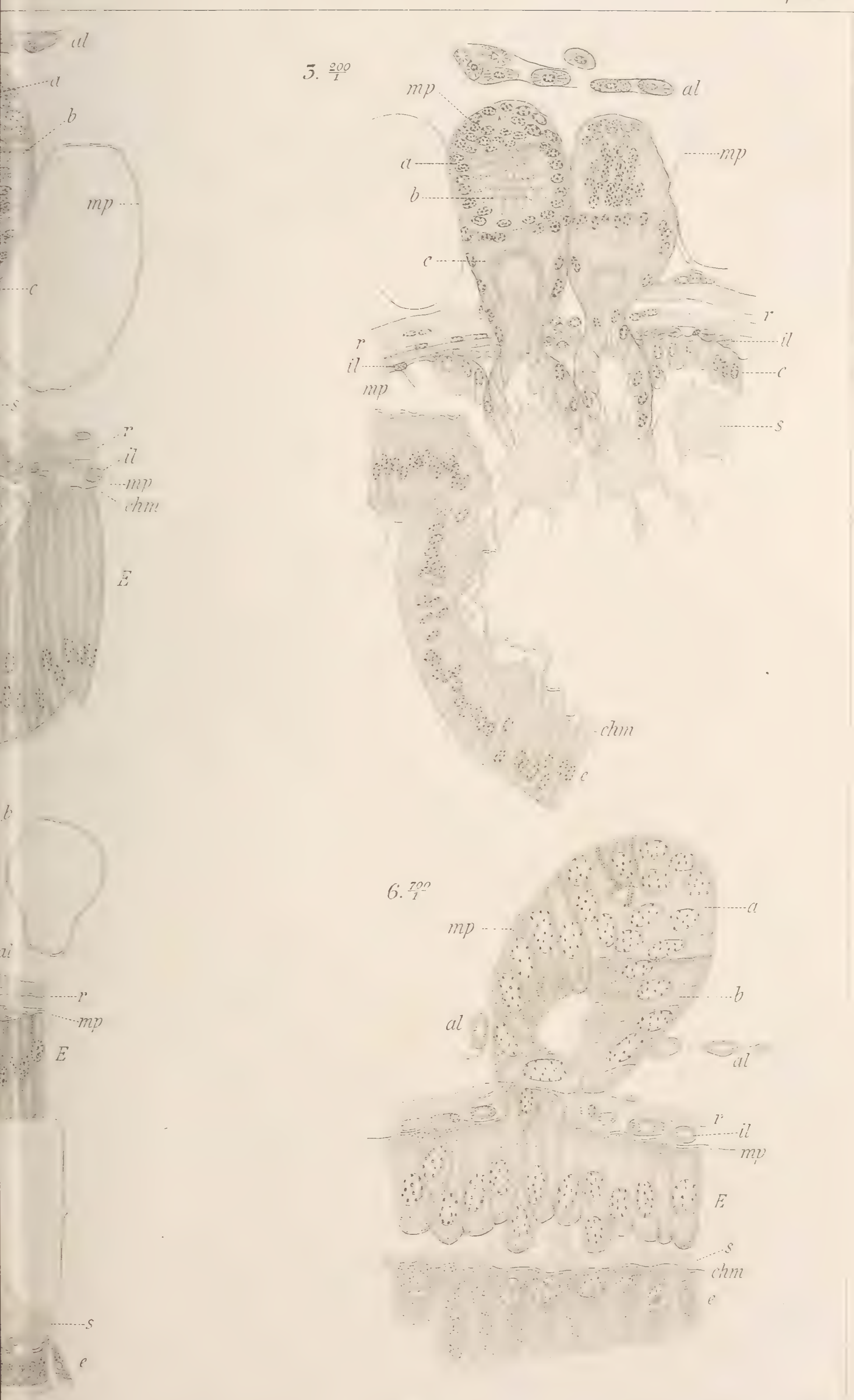


F. Braem gez.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

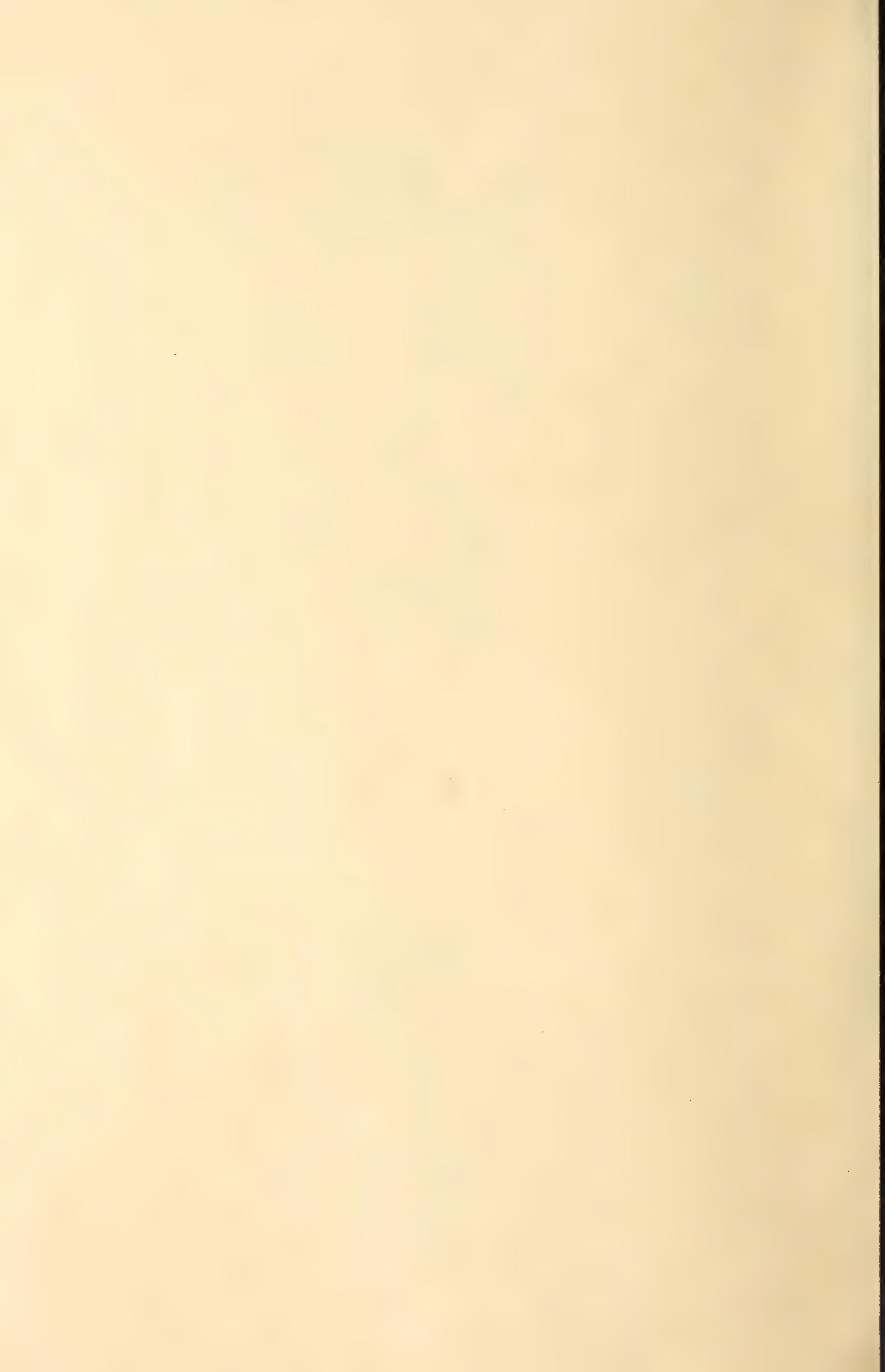


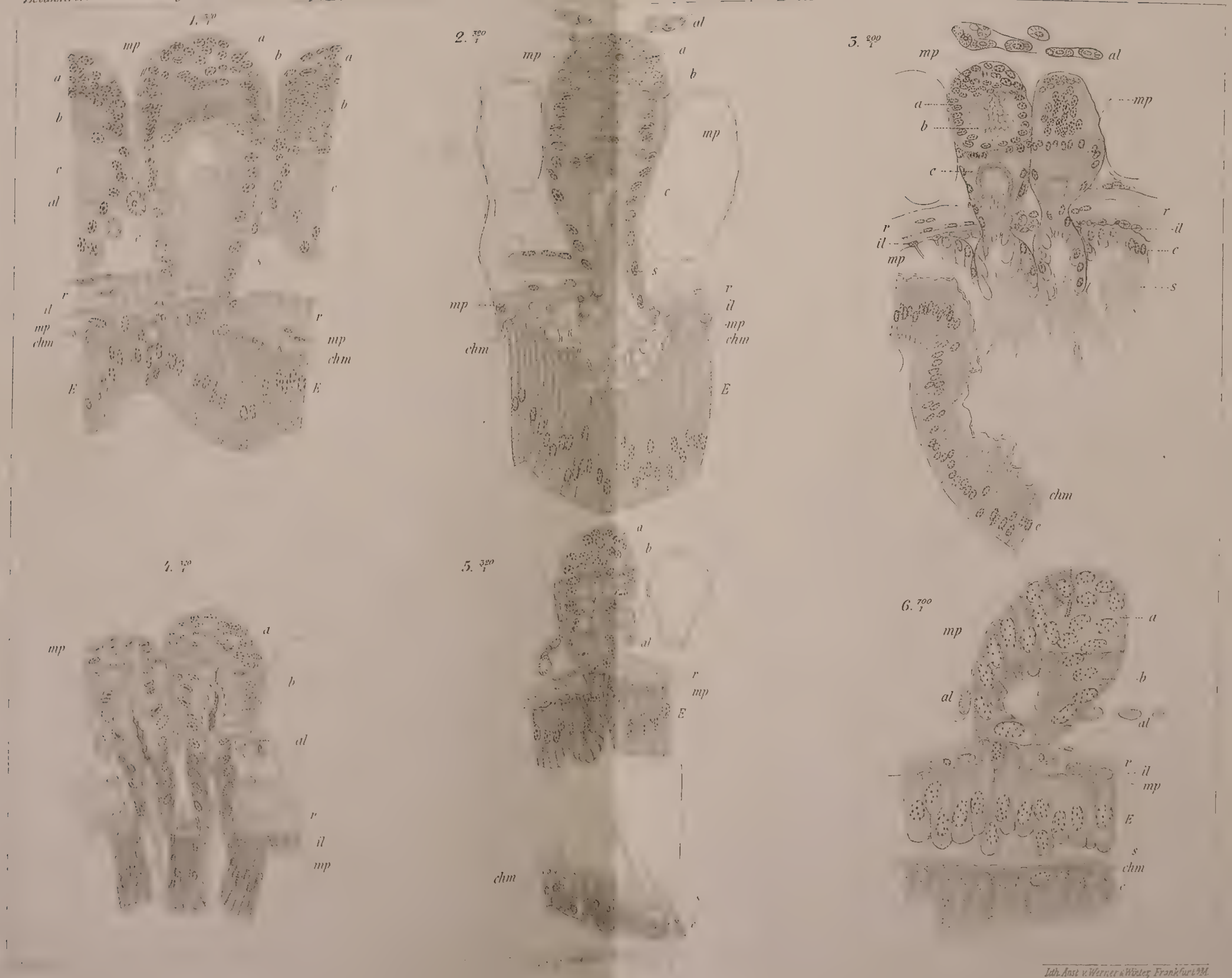



1. 320/1
mp
a
b
a
b
c
al
c
s
r
il
mp
chm
E
r
mp
chm
E
2. 320/1
mp
mp
chm
4. 320/1
mp
a
b
al
r
il
mp
5. 320/1
chm

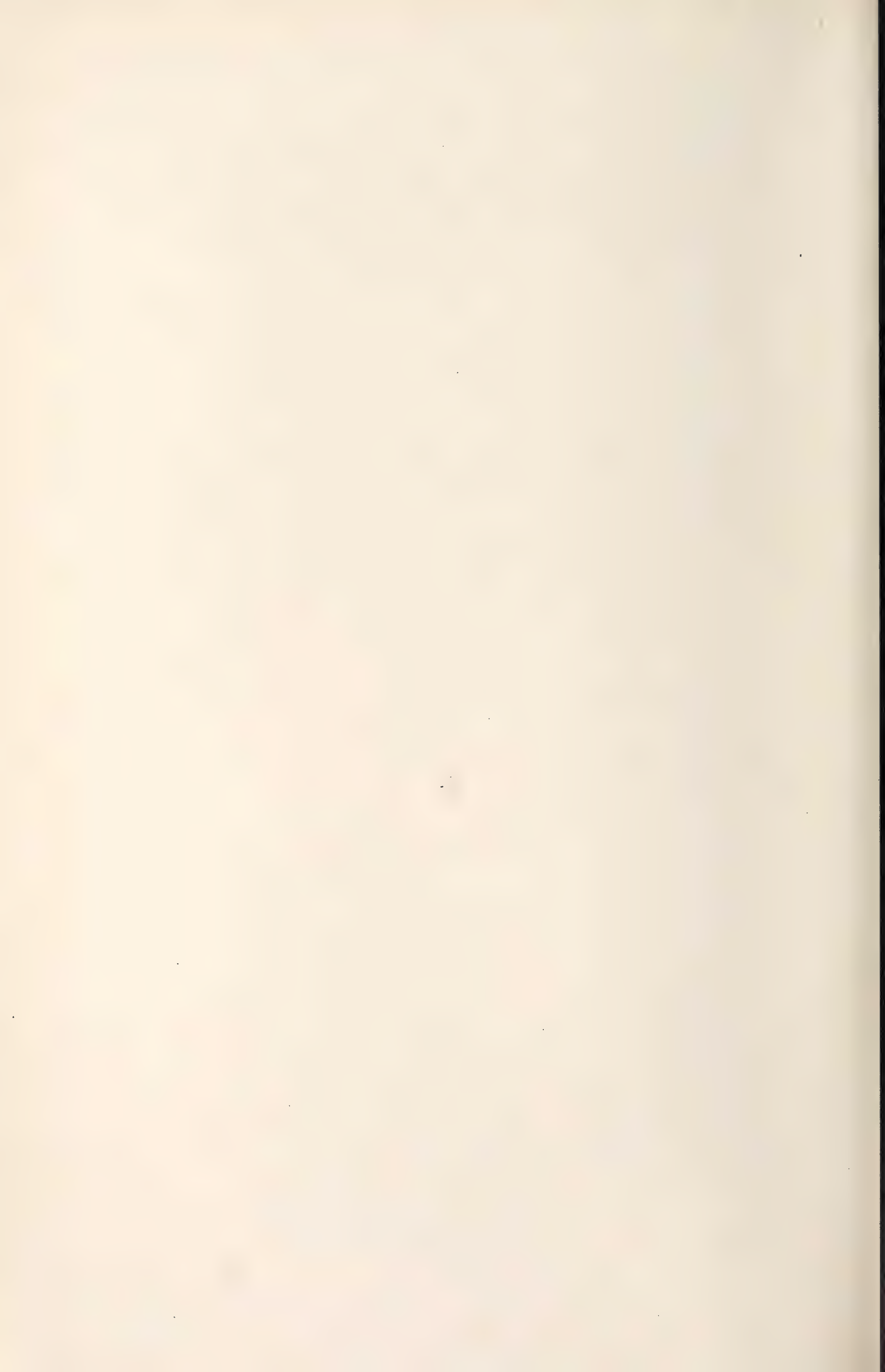


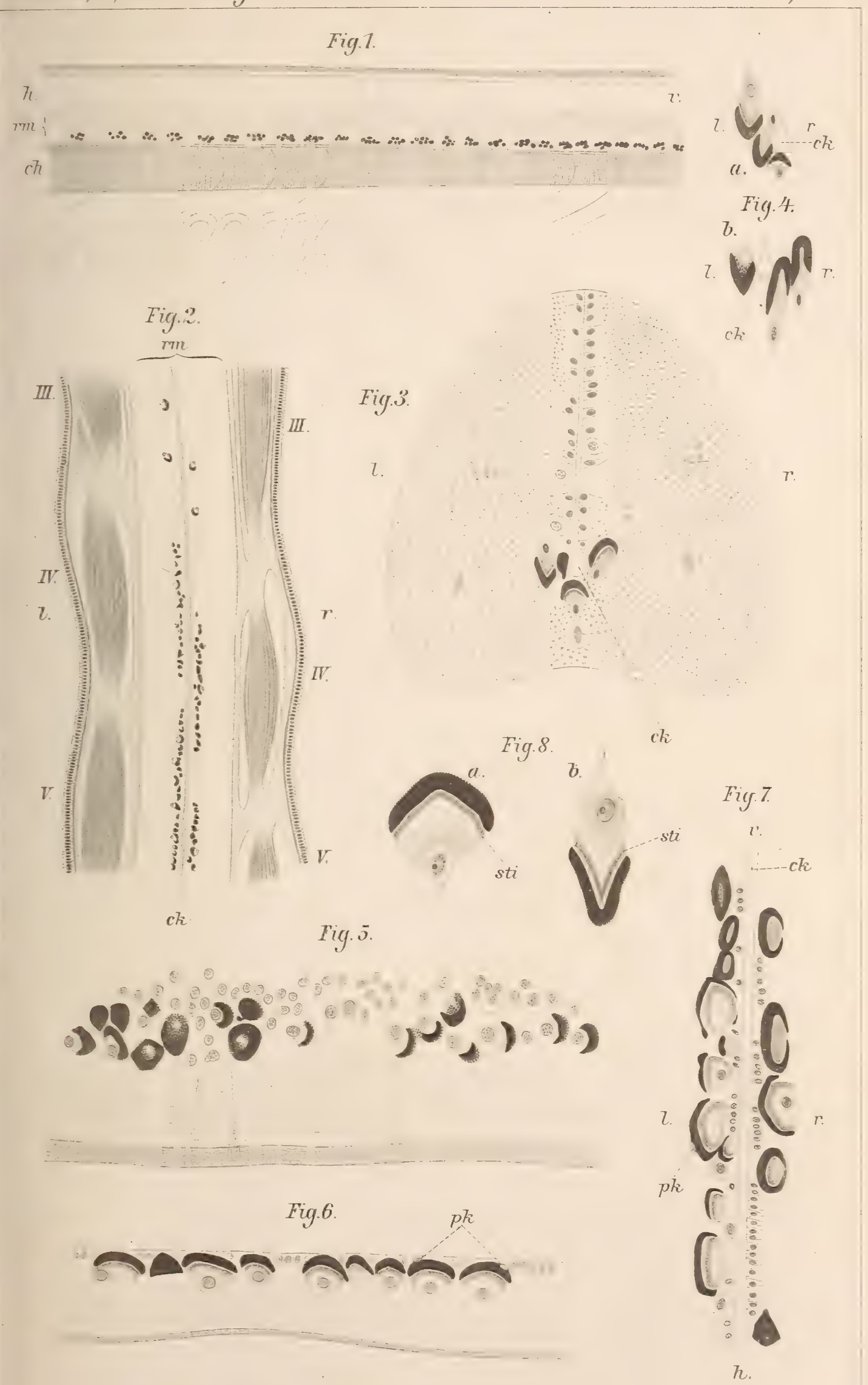
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ᵃ/M.



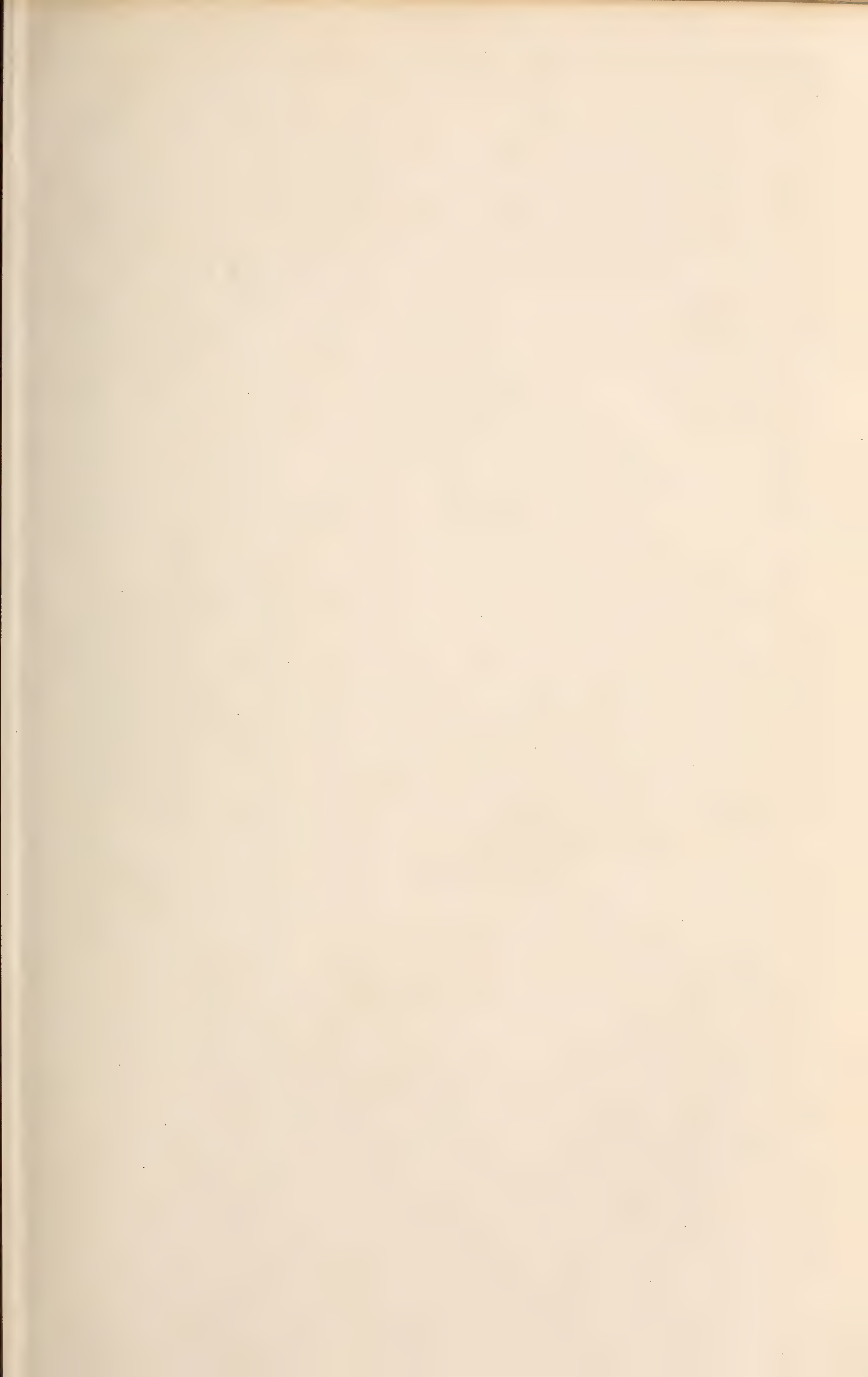


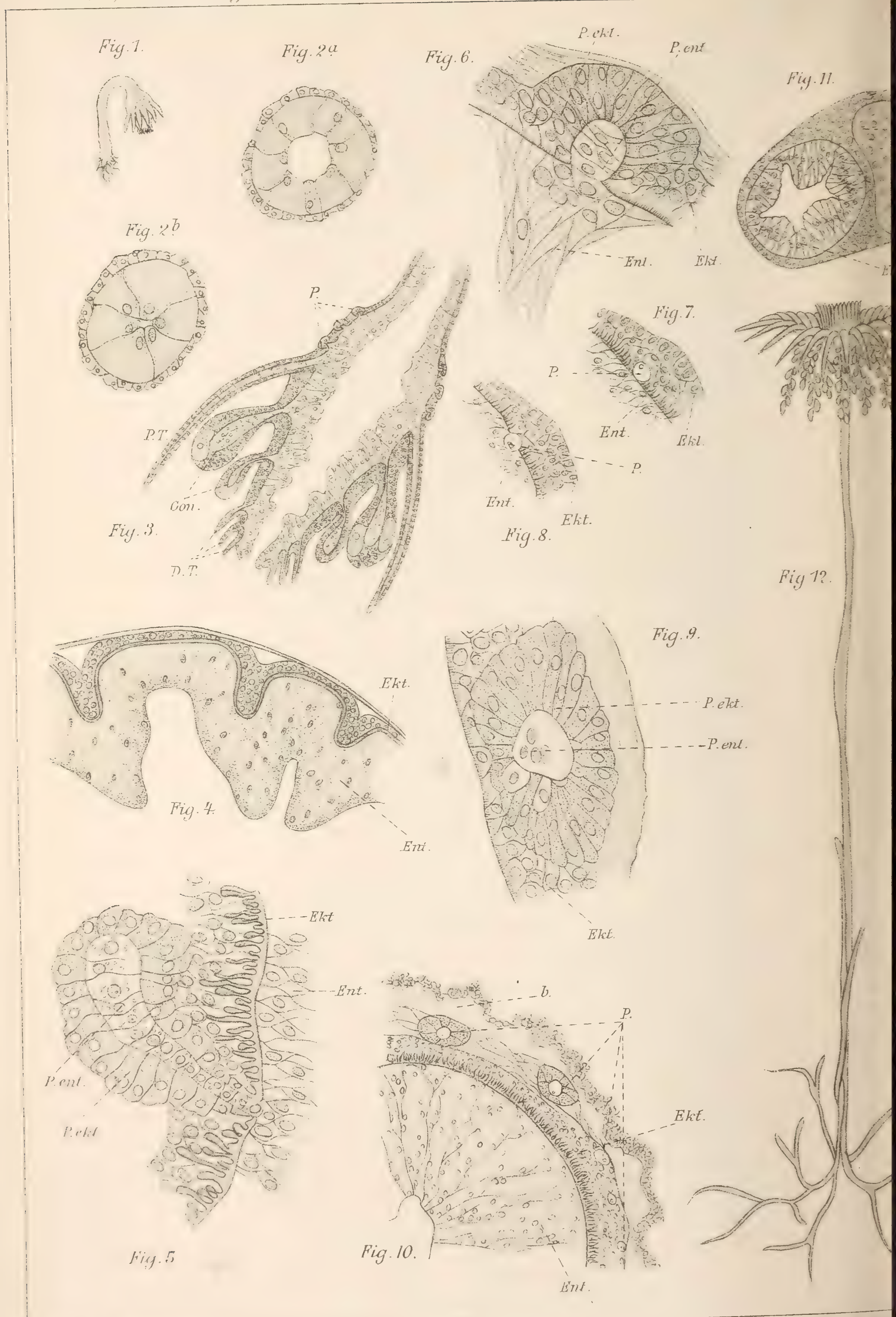
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

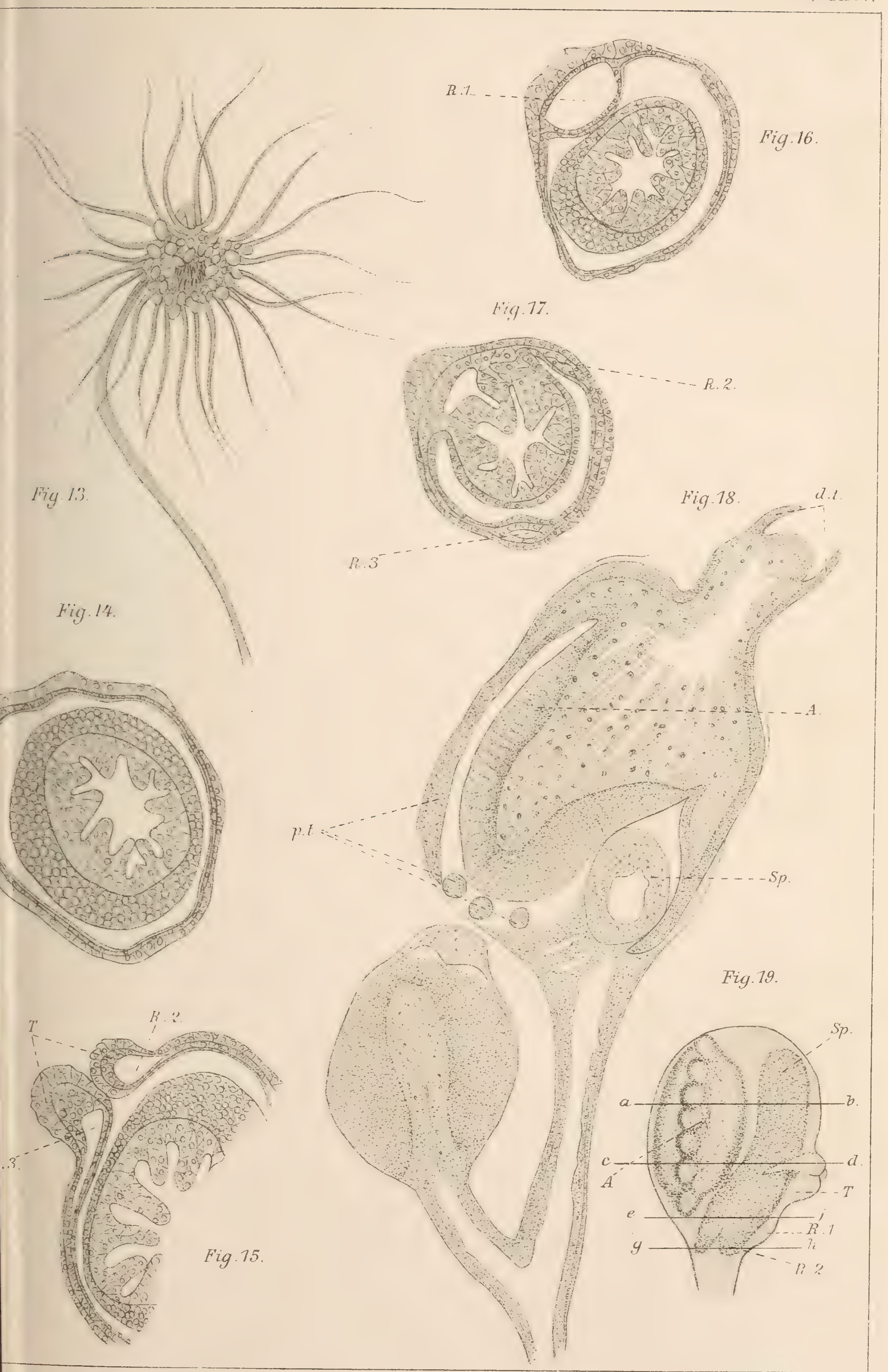



Fig. 1.
h.
rm
ch
v.
Fig. 2.
rm
III.
IV.
l.
V.
r.
ck
Fig. 3.
l.
r.
Fig. 4.
a.
b.
ck
Fig. 5.
Fig. 6.
pk
Fig. 7.
v.
ck
l.
r.
pk
h.
Fig. 8.
a.
b.
sti

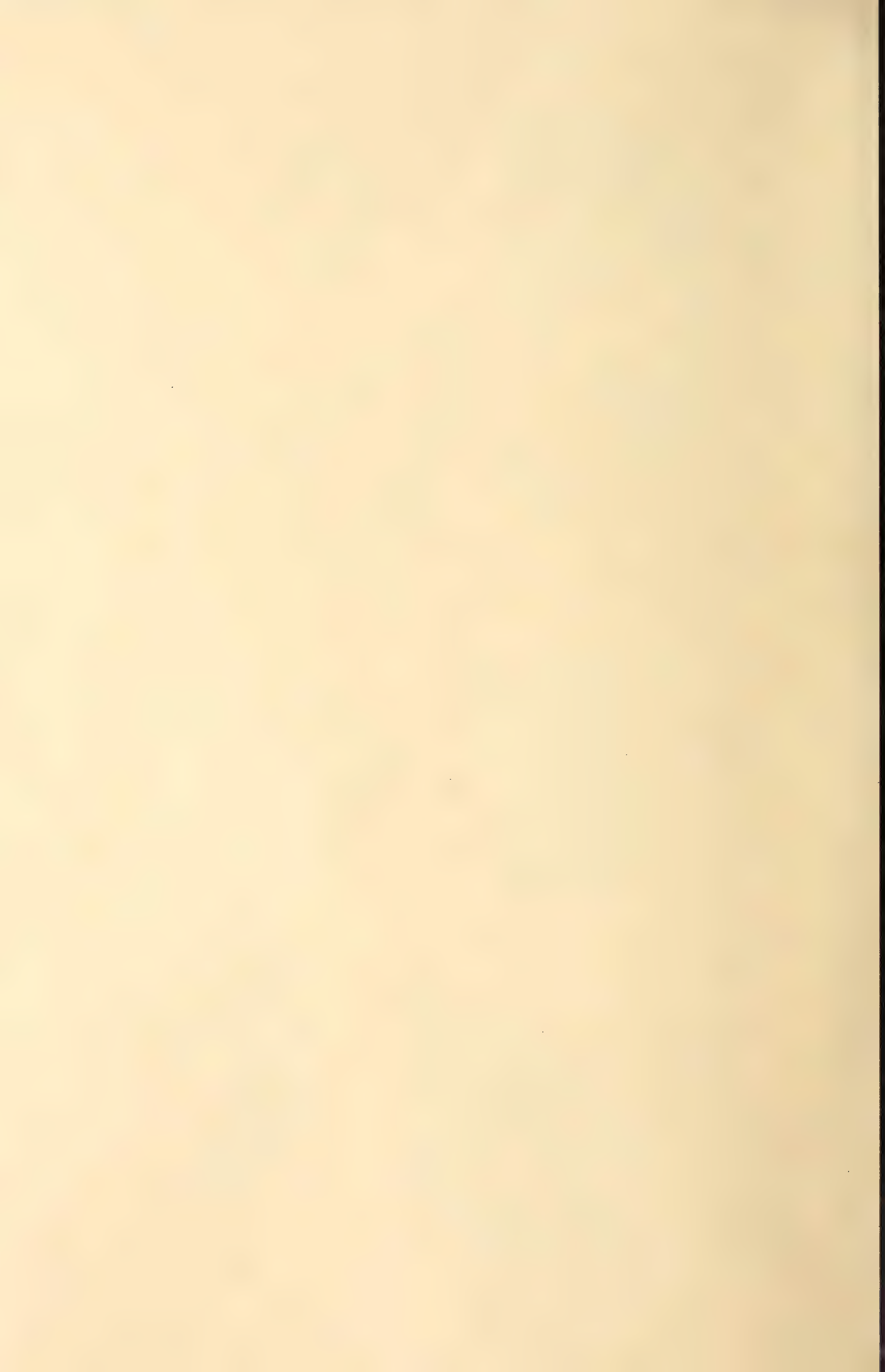


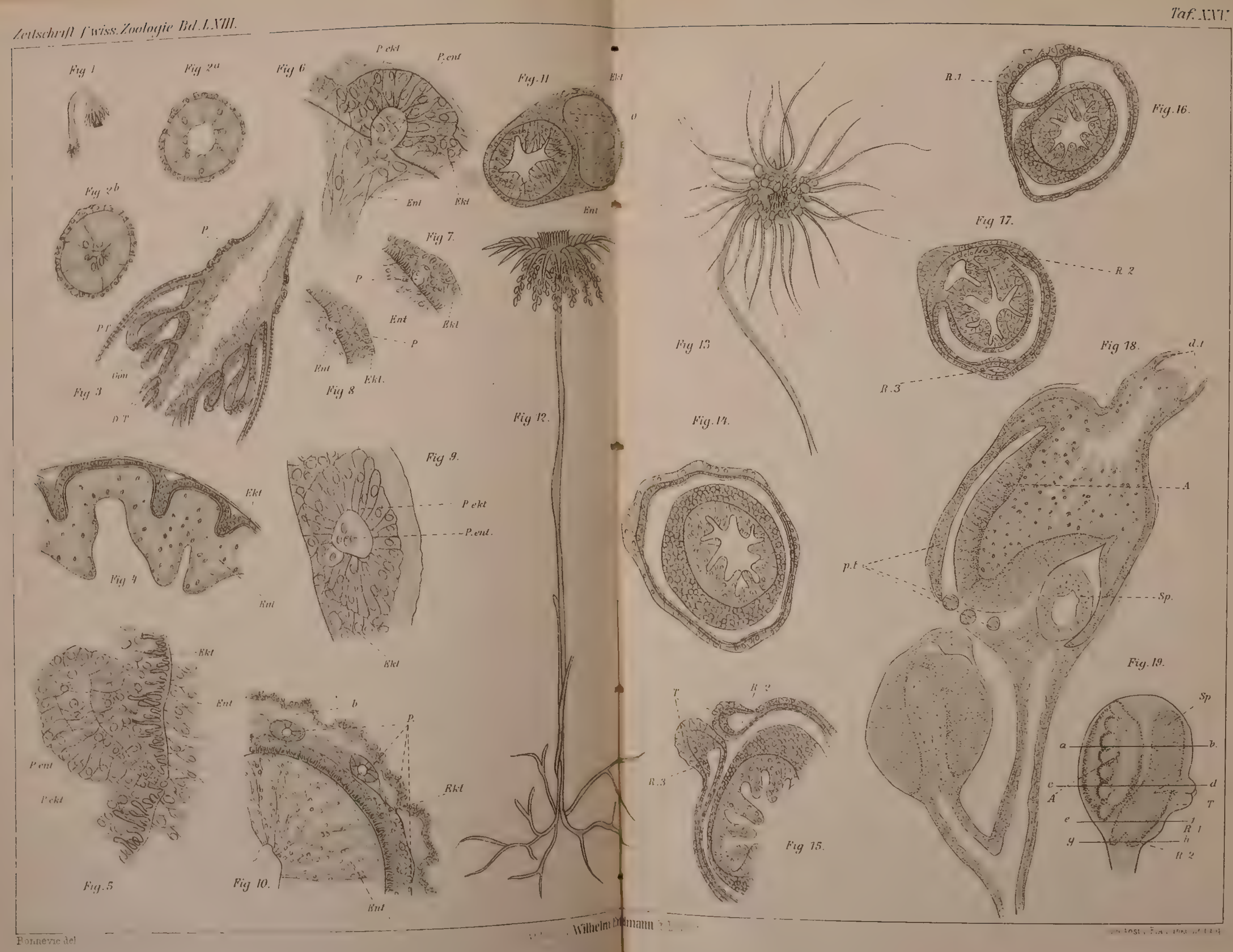



Fig. 1.
Fig. 2a
Fig. 2b
Fig. 3.
P.
P.T.
Con.
D.T.
Fig. 4.
Ekt.
Ent.
Fig. 5
Ekt
Ent.
P. ent.
P. ekt
Fig. 6.
P. ekt.
P. ent
Ent.
Ekt.
Fig. 7.
P.
Ent.
Ekt.
Fig. 8.
P.
Ent.
Ekt.
Fig. 9.
P. ekt.
P. ent.
Ekt.
Fig. 10.
b.
P.
Ekt.
Ent.
Fig. 11.
Fig. 12.

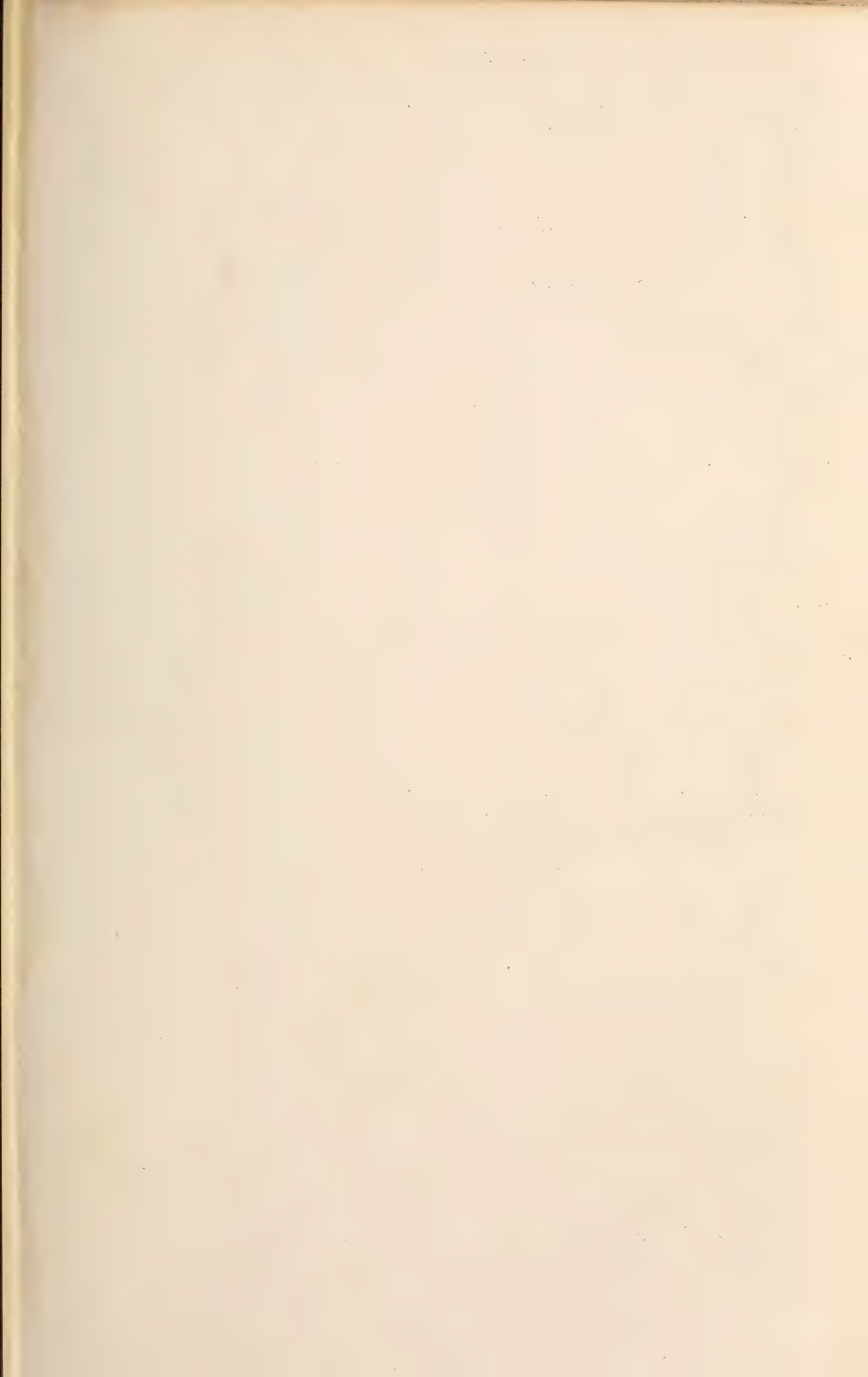


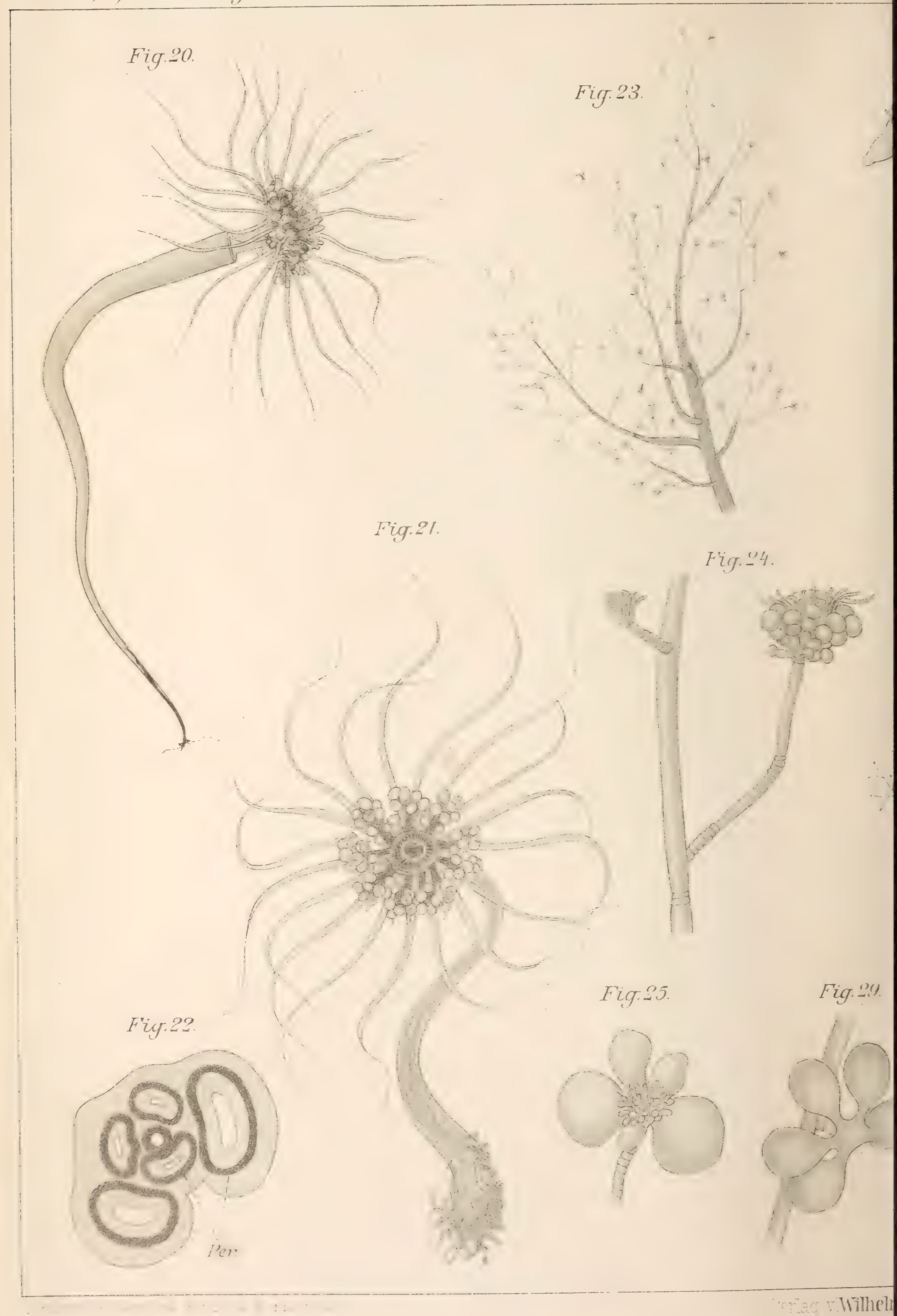
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.




Fig 1
Fig 2a
Fig 2b
Fig 3
Fig 4
Fig 5
Fig 6
Fig 7.
Fig 8
Fig 9.
Fig 10.
Fig. 11
Fig 12.
Fig 13
Fig. 14.
Fig 15.
Fig. 16.
Fig 17.
Fig 18.
Fig. 19.
P ekt
P. ent
Ekt
Ent
P
Gon
D T
R. 1
R. 2
R. 3
d. t
A
p. t
Sp.
Sp
T
b
a
c
d
e
f
g
h






Fig. 20.
Fig. 21.
Fig. 22.
Per.
Fig. 23.
Fig. 24.
Fig. 25.
Fig. 29.

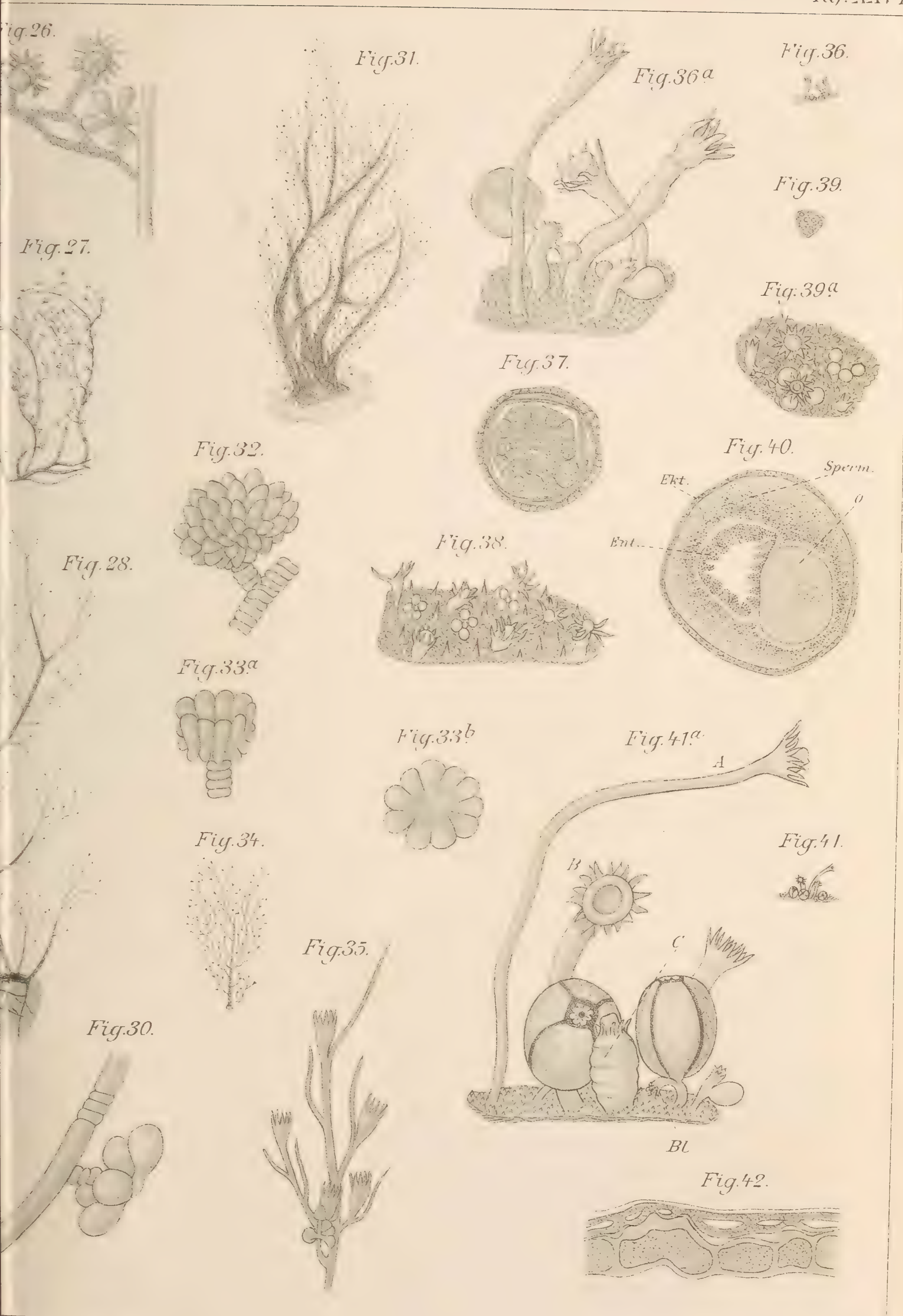
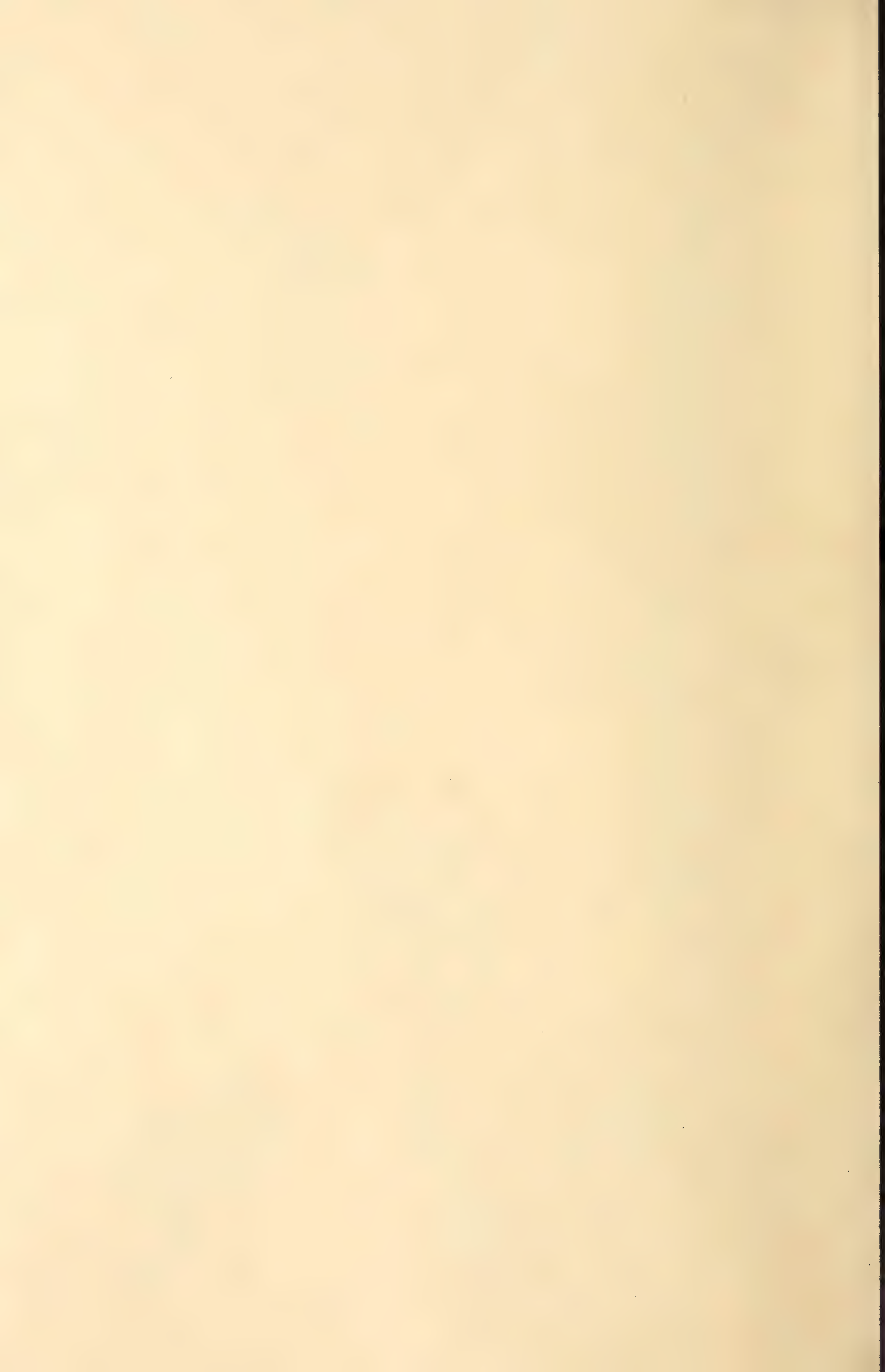
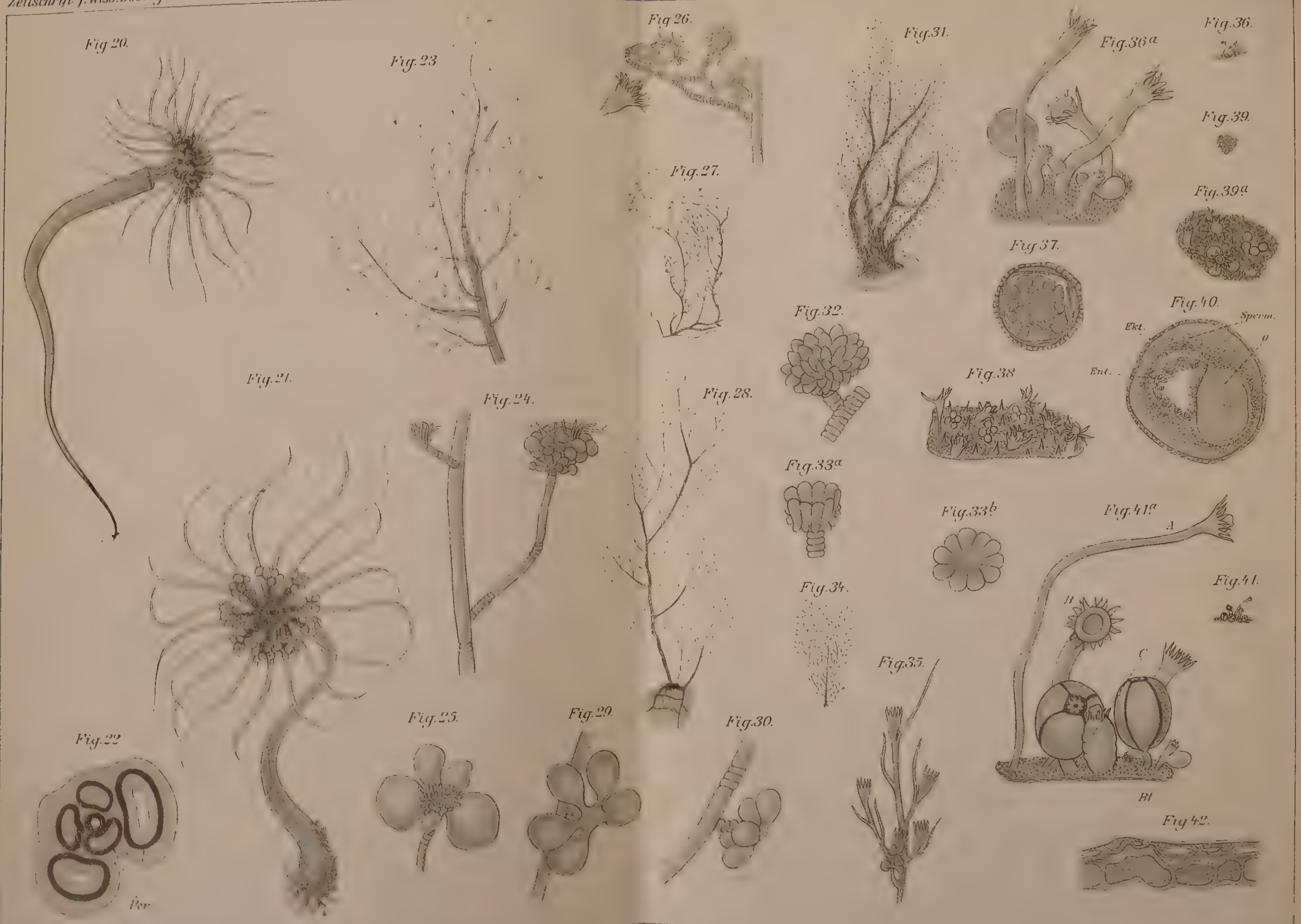
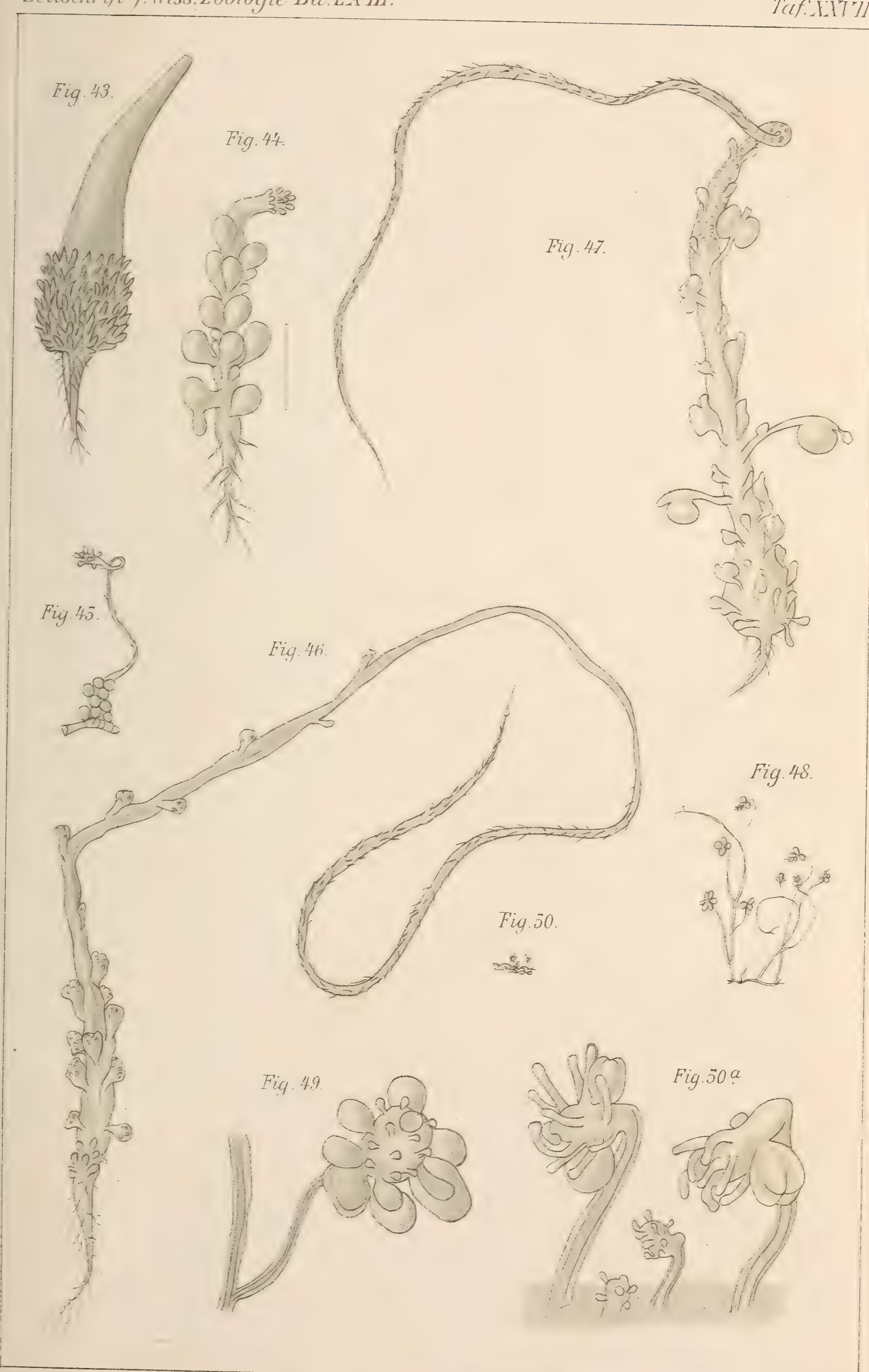


Fig. 26.
Fig. 27.
Fig. 28.
Fig. 30.
Fig. 31.
Fig. 32.
Fig. 33a
Fig. 33b
Fig. 34.
Fig. 35.
Fig. 36.
Fig. 36a
Fig. 37.
Fig. 38.
Fig. 39.
Fig. 39a
Fig. 40.
Ekt.
Sperm.
Ent.
Fig. 41.
Fig. 41a
A
B
C
Bl
Fig. 42.



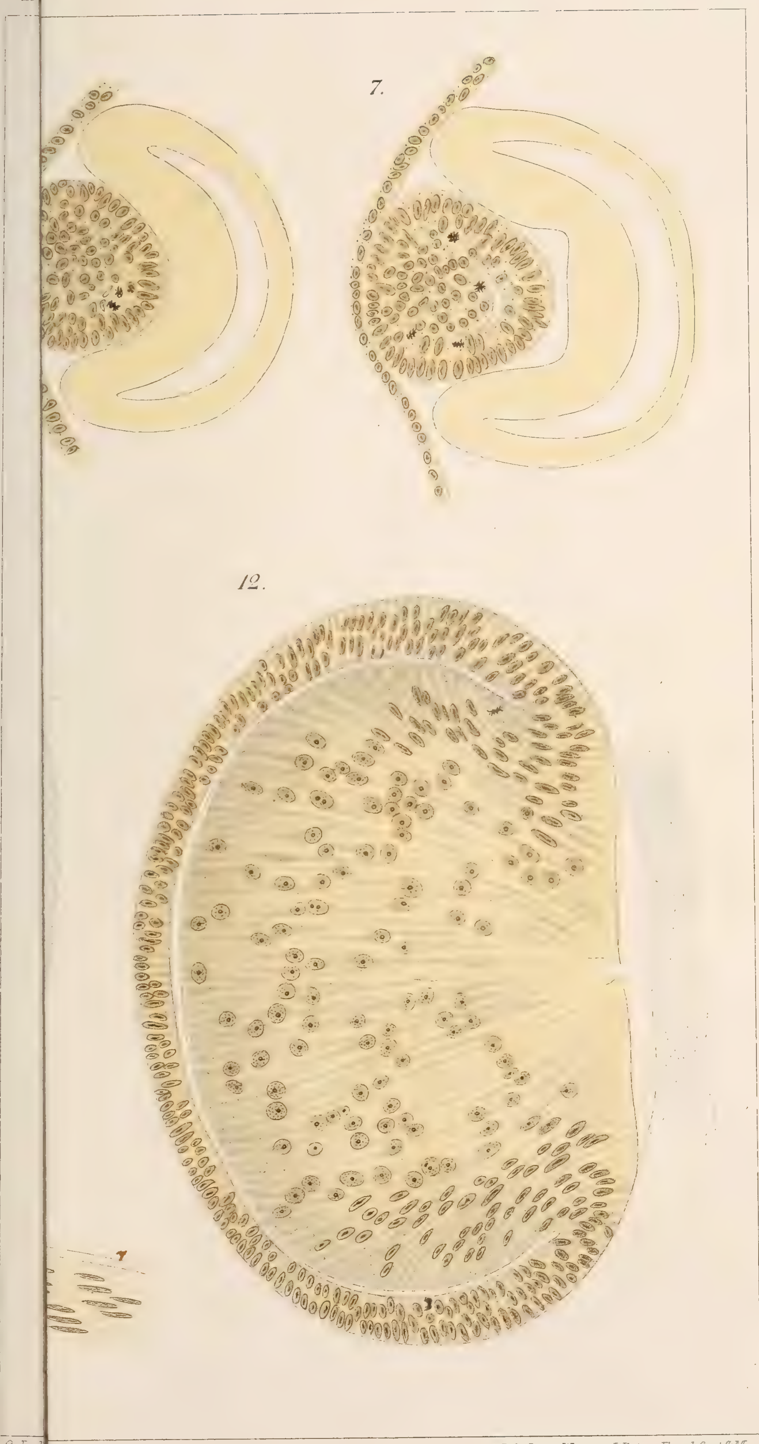

Fig. 20.
Fig. 23
Fig. 26.
Fig. 31.
Fig. 36a
Fig. 36.
Fig. 39.
Fig. 27.
Fig. 39a
Fig. 37.
Fig. 32.
Fig. 40.
Ekt.
Sperm.
O
Ent.
Fig. 38
Fig. 21.
Fig. 24.
Fig. 28.
Fig. 33a
Fig. 33b
Fig. 41a
A
Fig. 41.
Fig. 34.
B
C
Fig. 35.
Bl
Fig. 42.
Fig. 22
Per
Fig. 25.
Fig. 29.
Fig. 30.





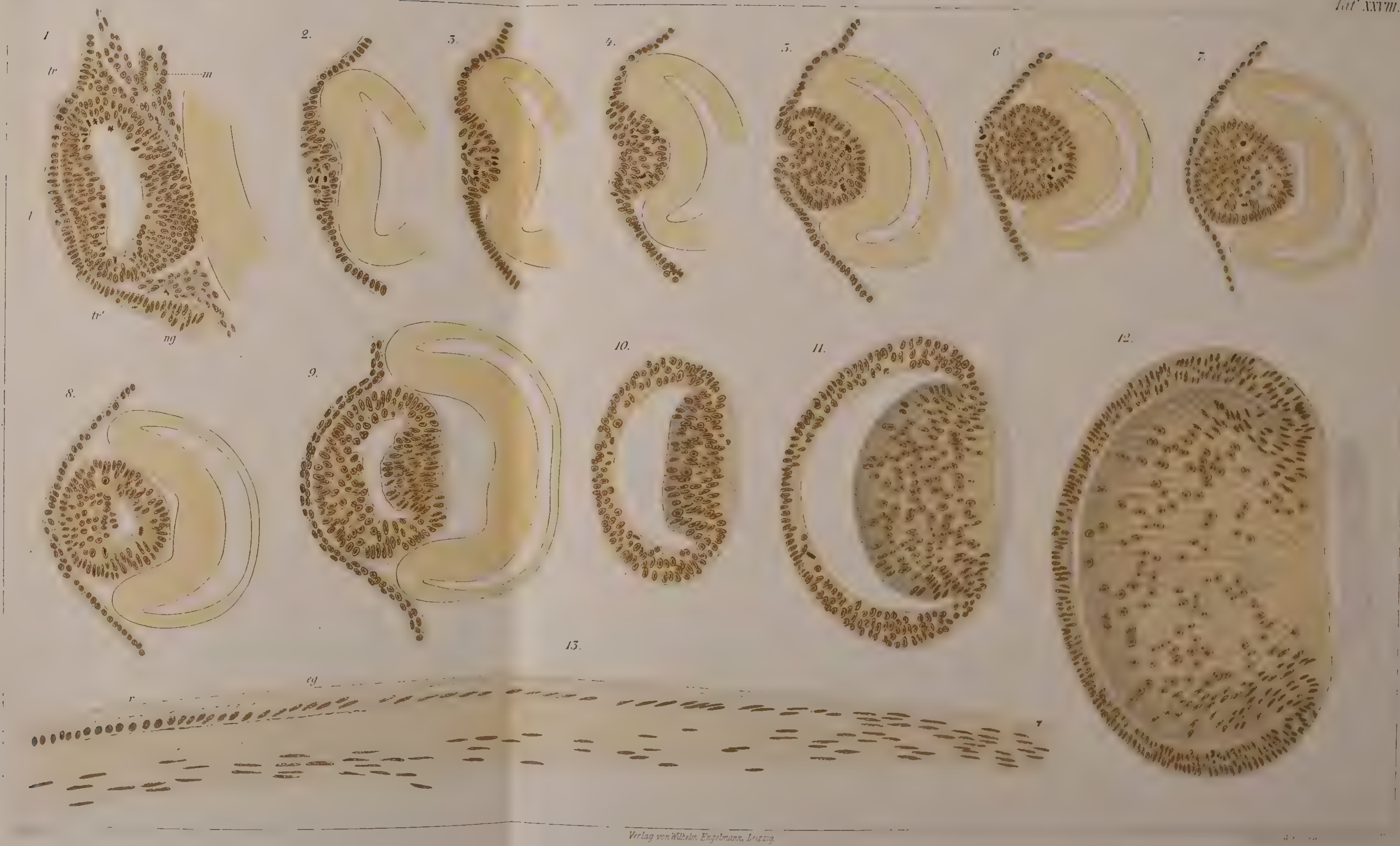
Bonnevie del.
Wilhelm Engelmann





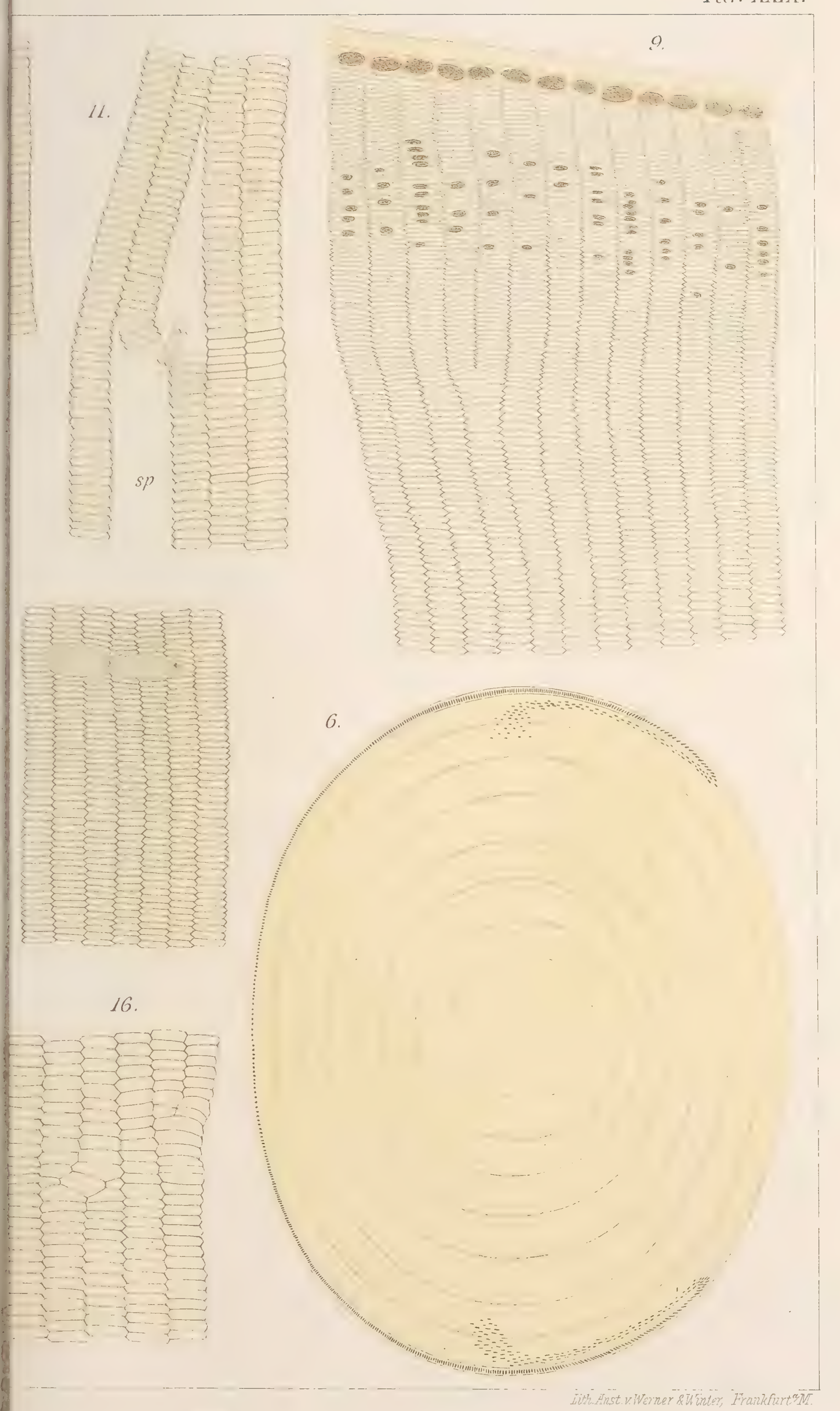
C. Rab Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



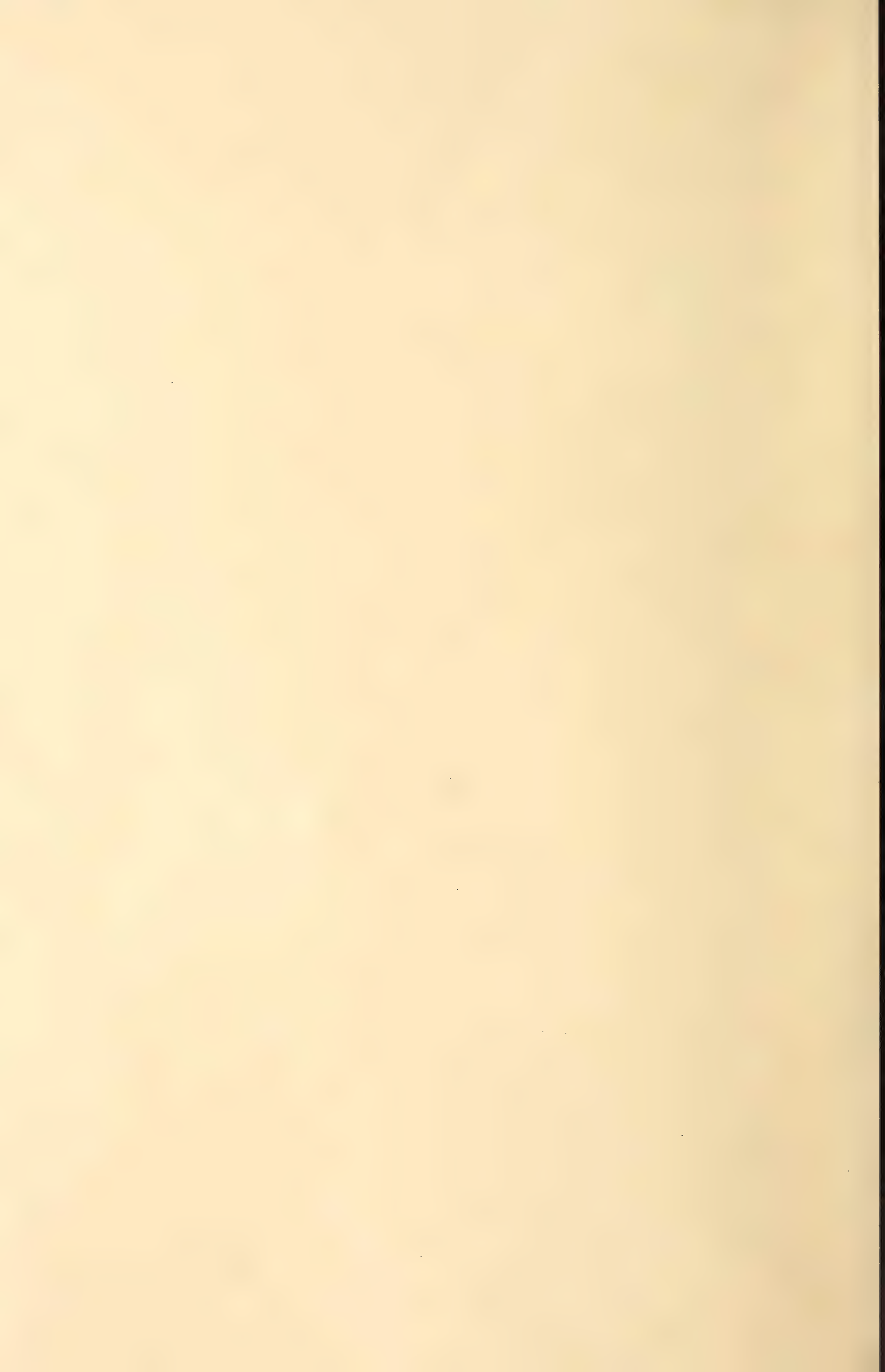


Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.





Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

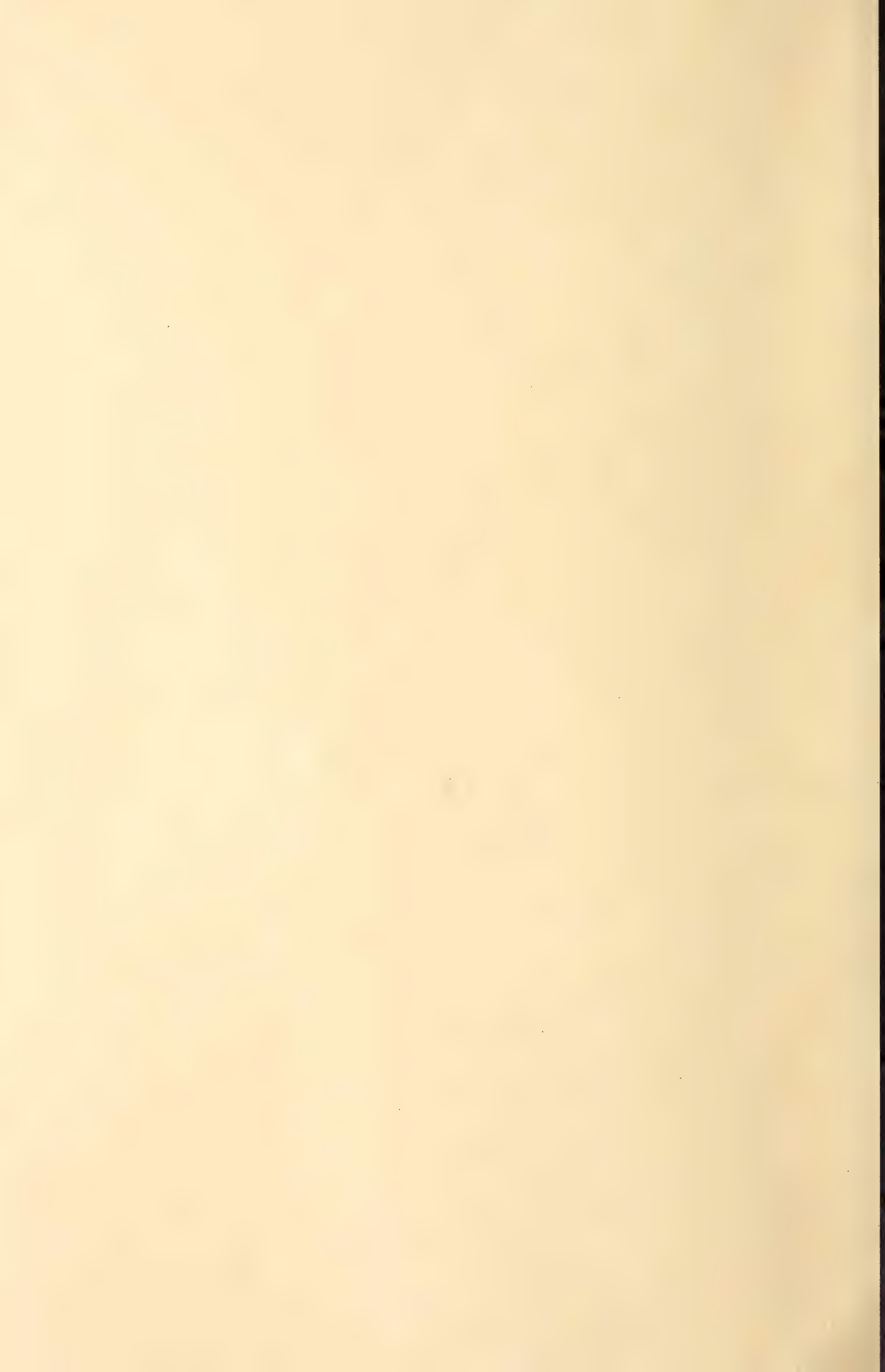








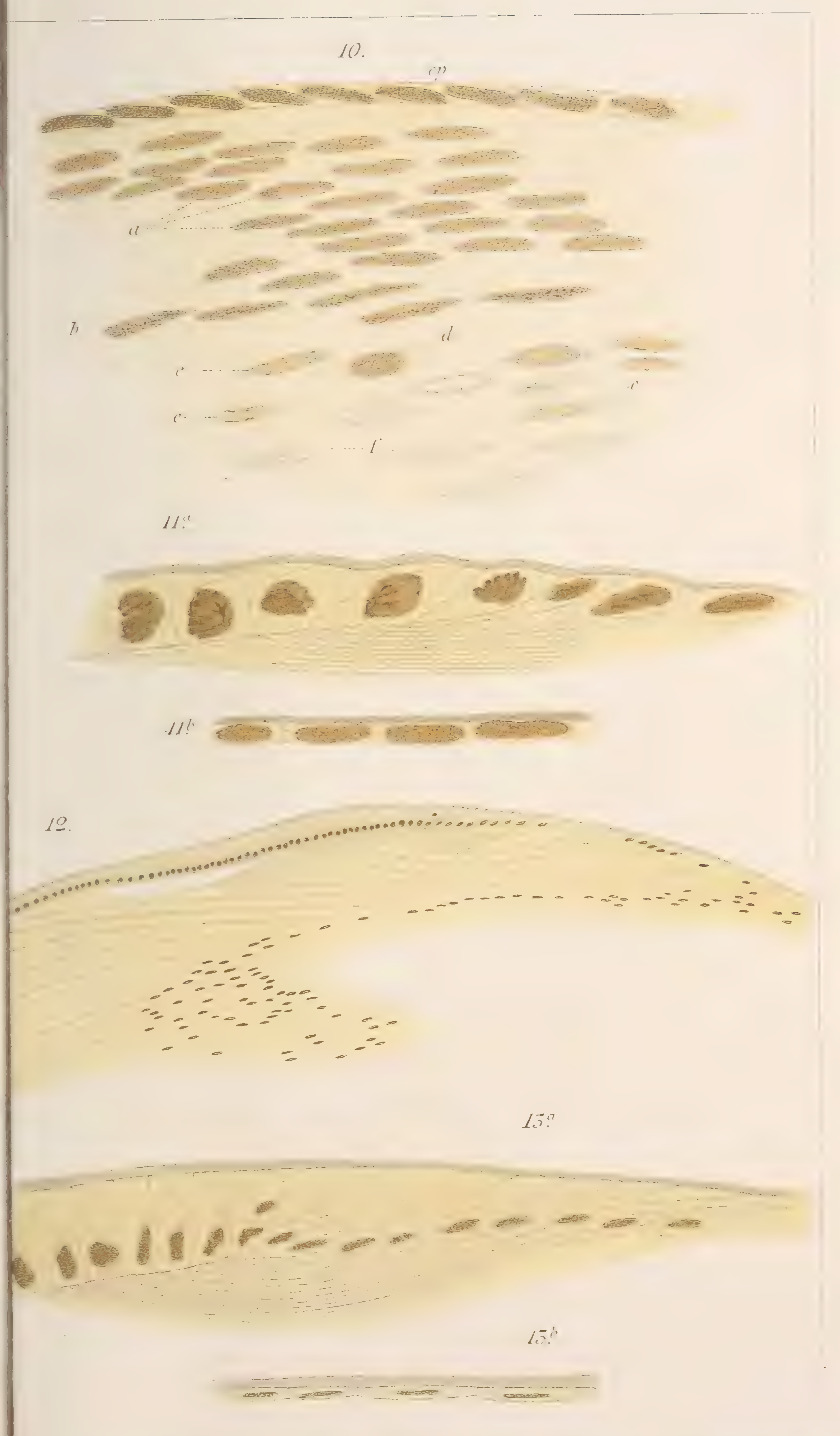
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.





Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig




10.
ep
a
b
d
c
c
e
f
11a
11b
12.
13a
13b





Verlag von Wilhelm Engelmann Leipzig

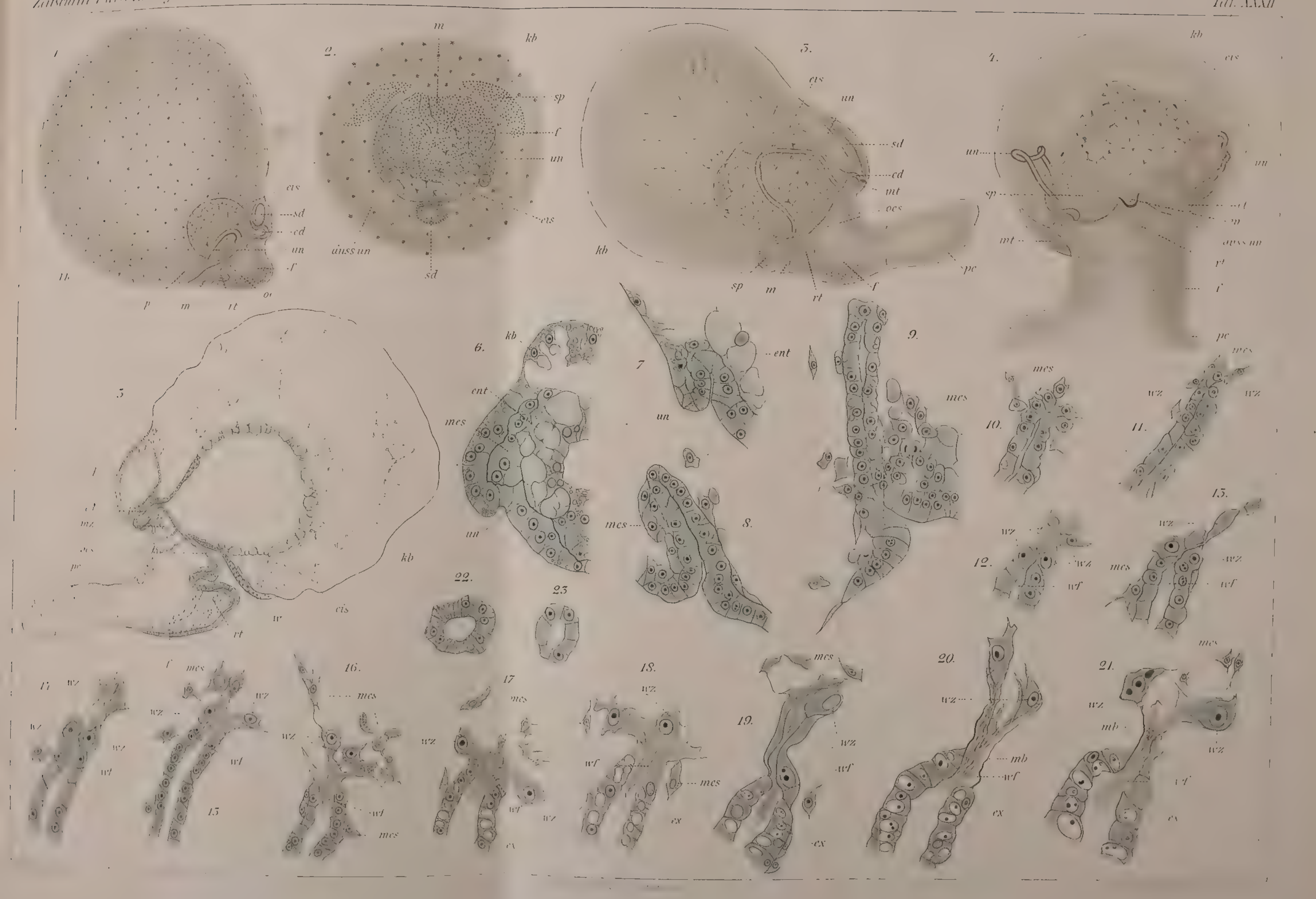




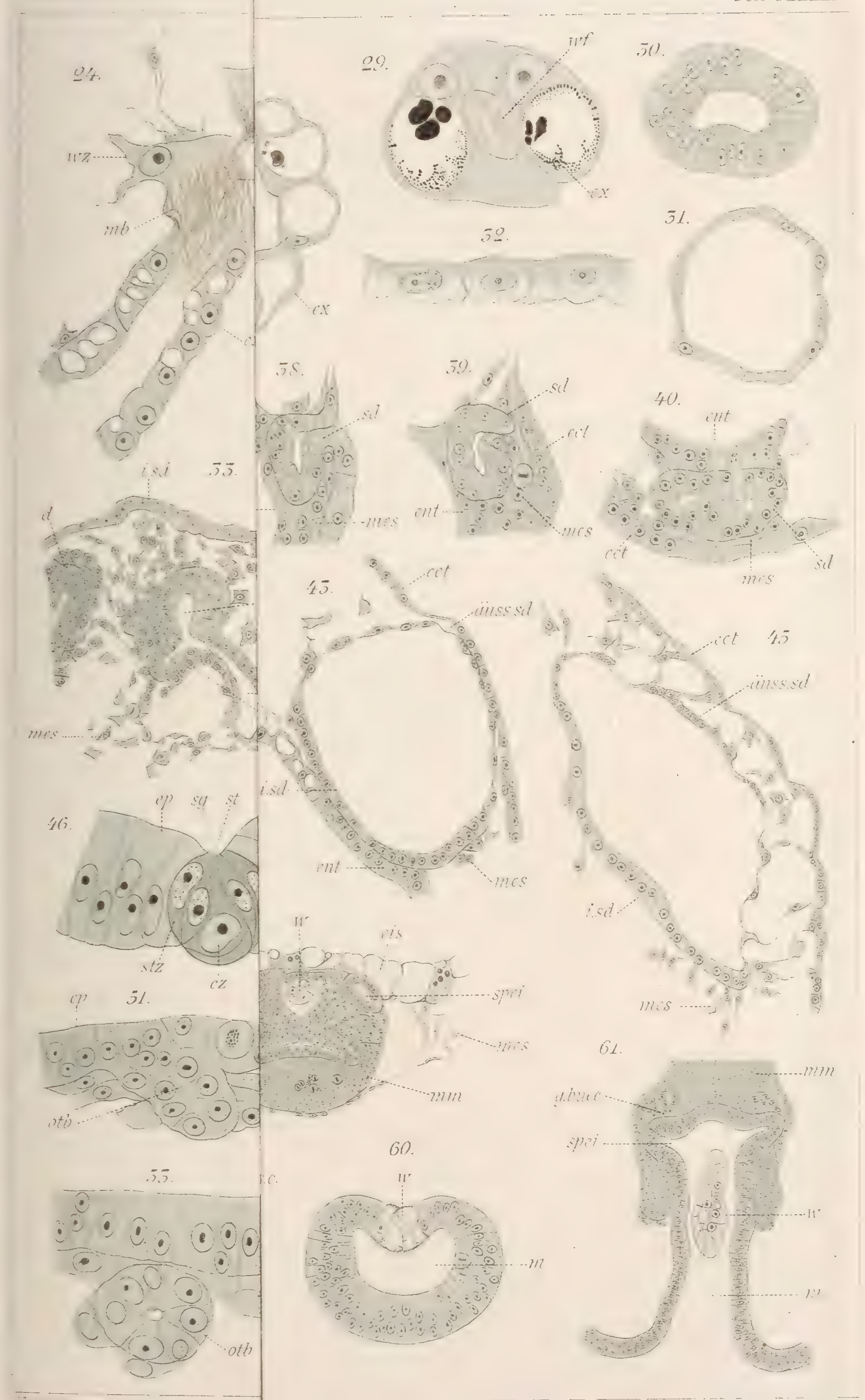
Meisenheimer gez.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

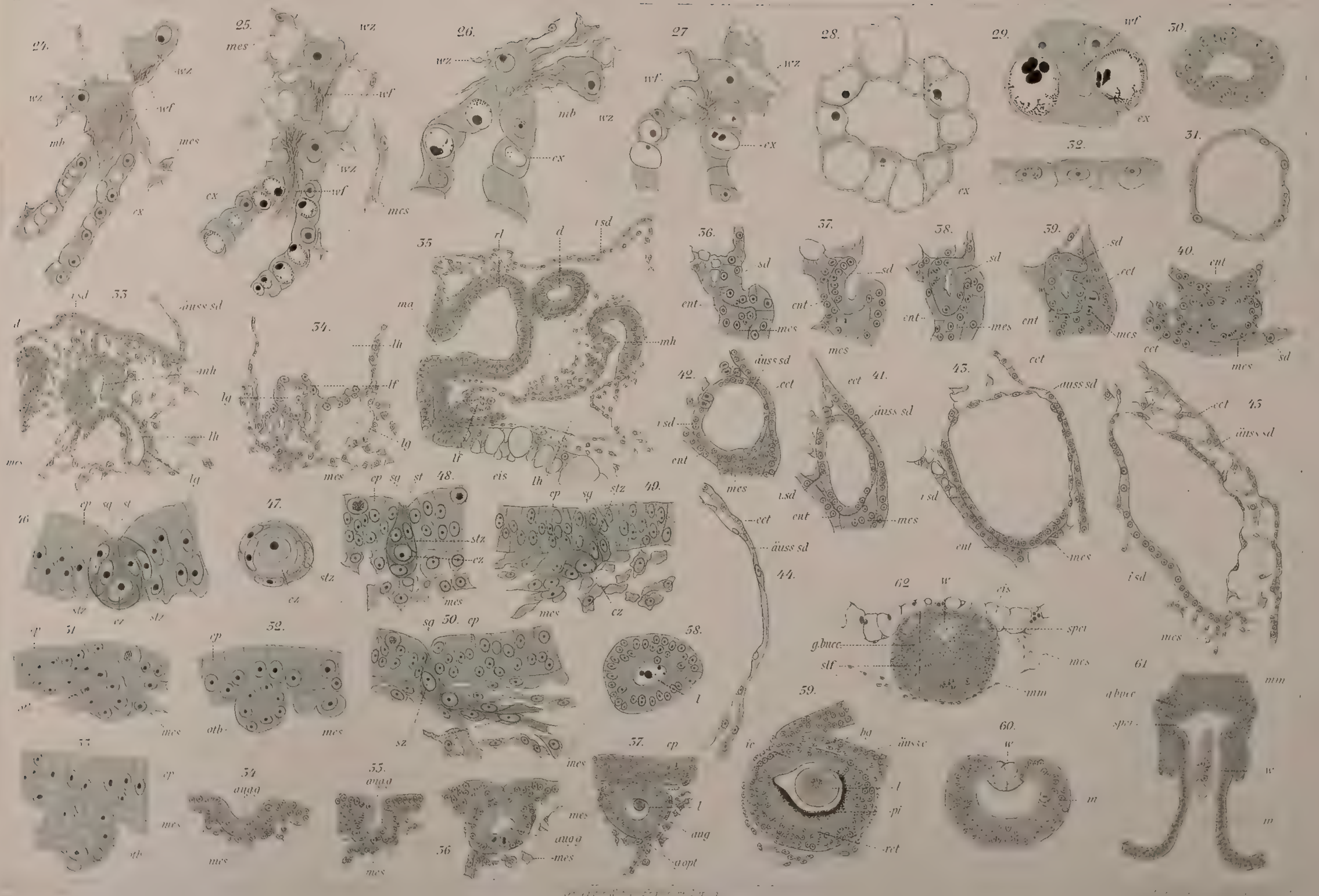



kb
sp
un
sd
cd
mt
ent
mes
wz
wf
ex
mb
cis
rt
pc

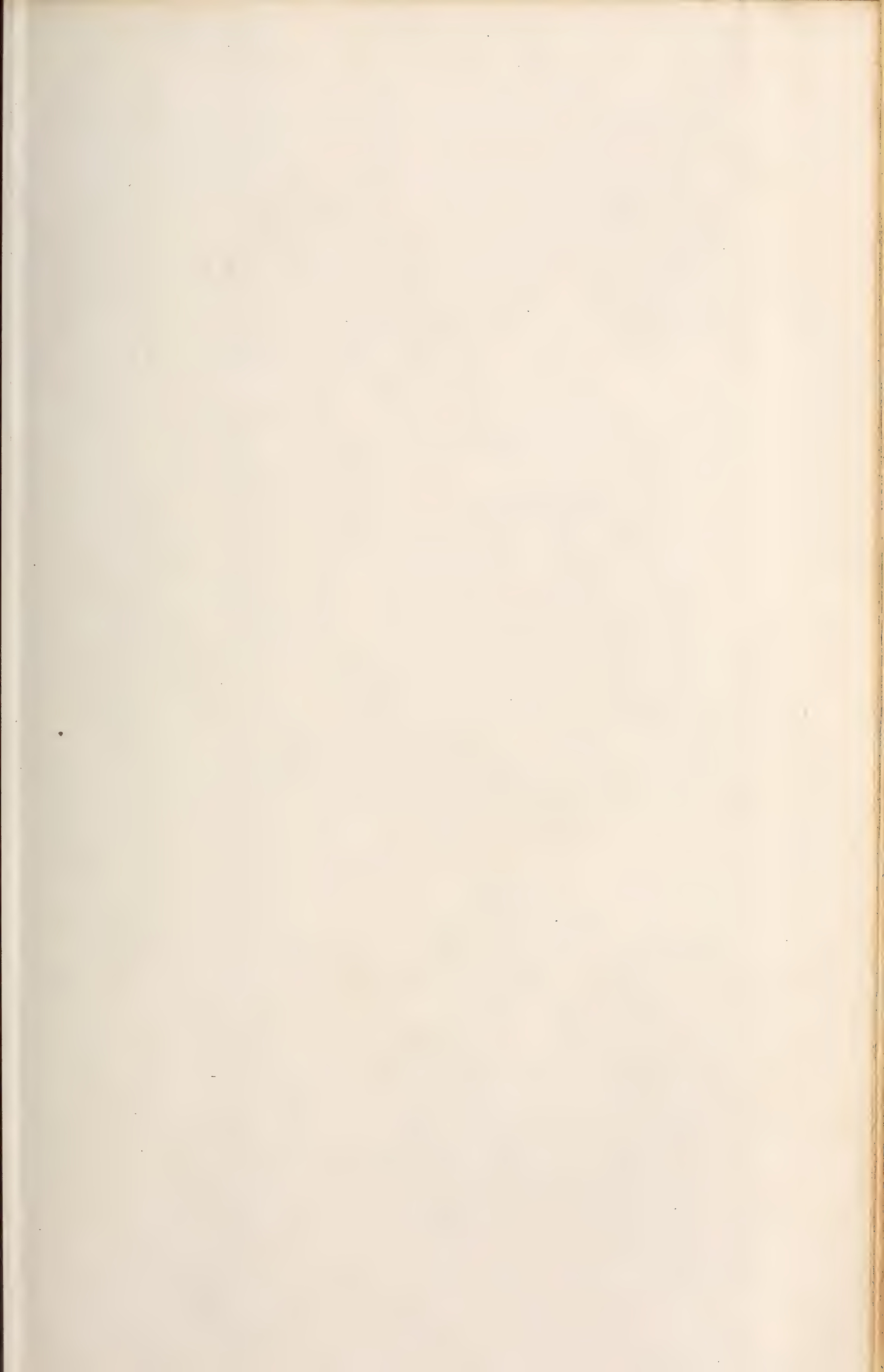


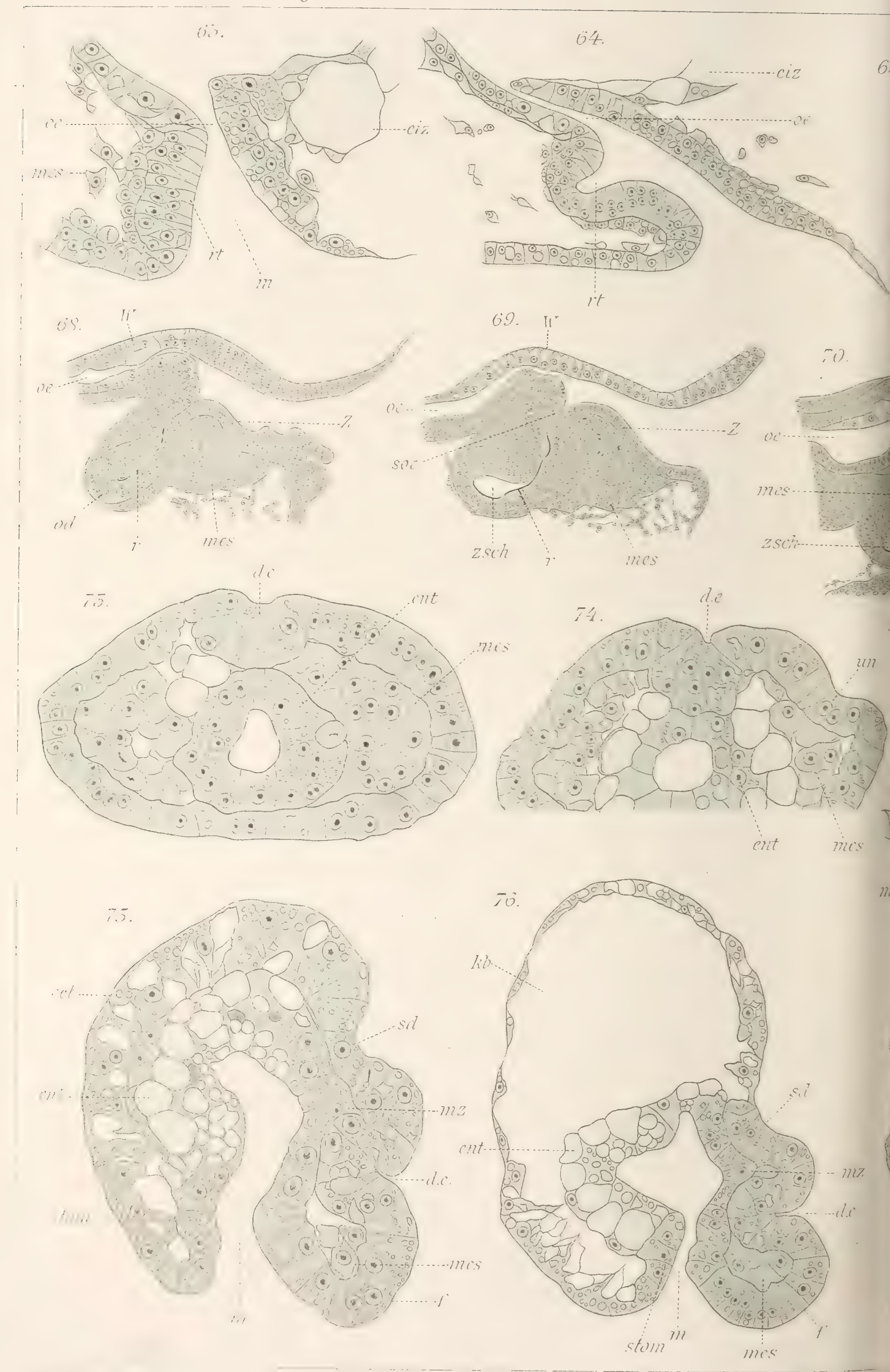

24.
wz
mb
cx
29.
wf
cx
30.
31.
32.
38.
sd
mes
39.
sd
ect
ent
mes
40.
ent
ect
mes
sd
i.sd
33.
d
mes
43.
ect
äuss.sd
i.sd
ent
mes
ect
45
äuss.sd
i.sd
mes
46.
ep
sg
st
stz
cz
w
eis
spei
mes
mm
ep
51.
otb
61.
mm
g.bucc
spei
w
m
60.
w
m
53.
otb

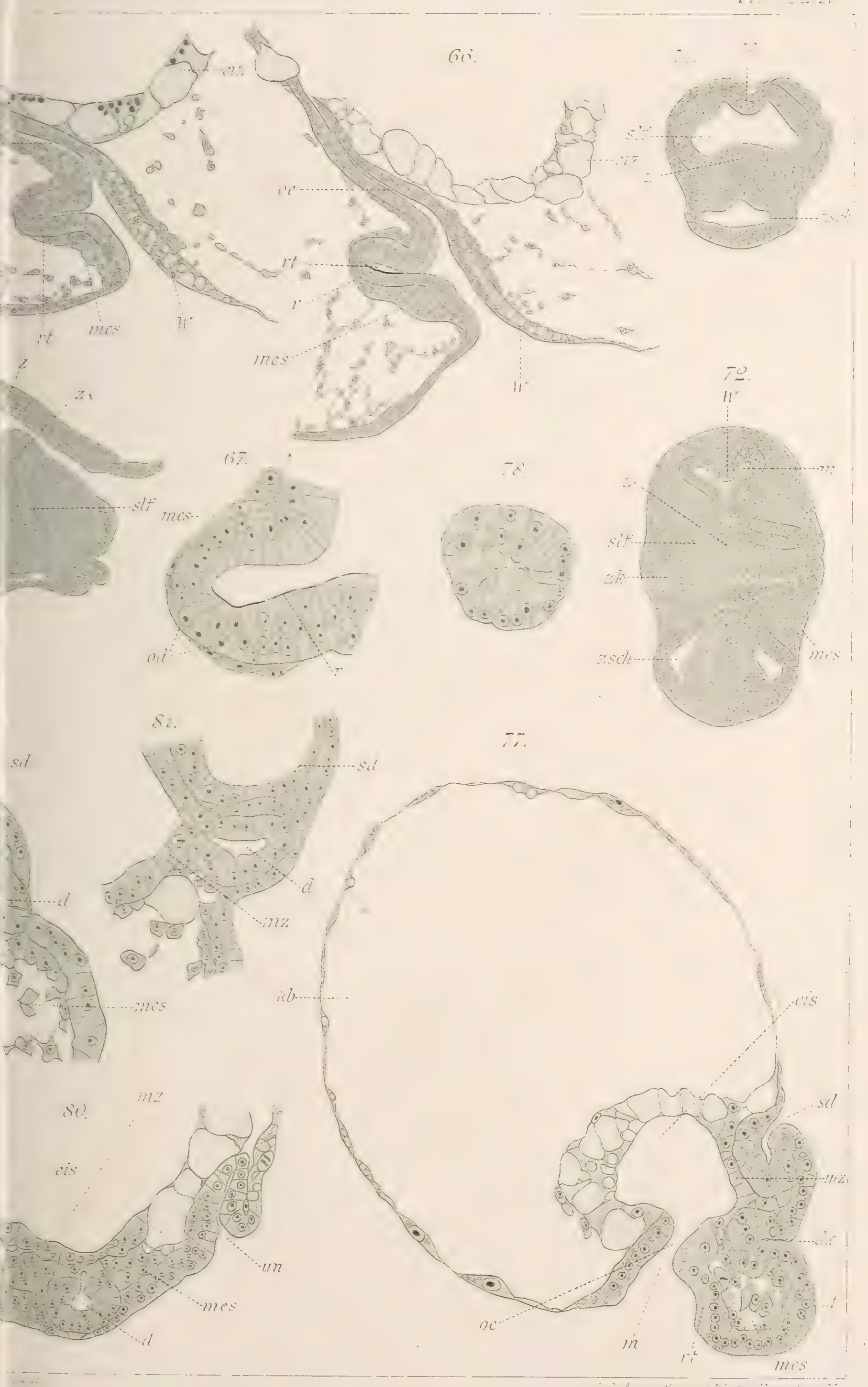




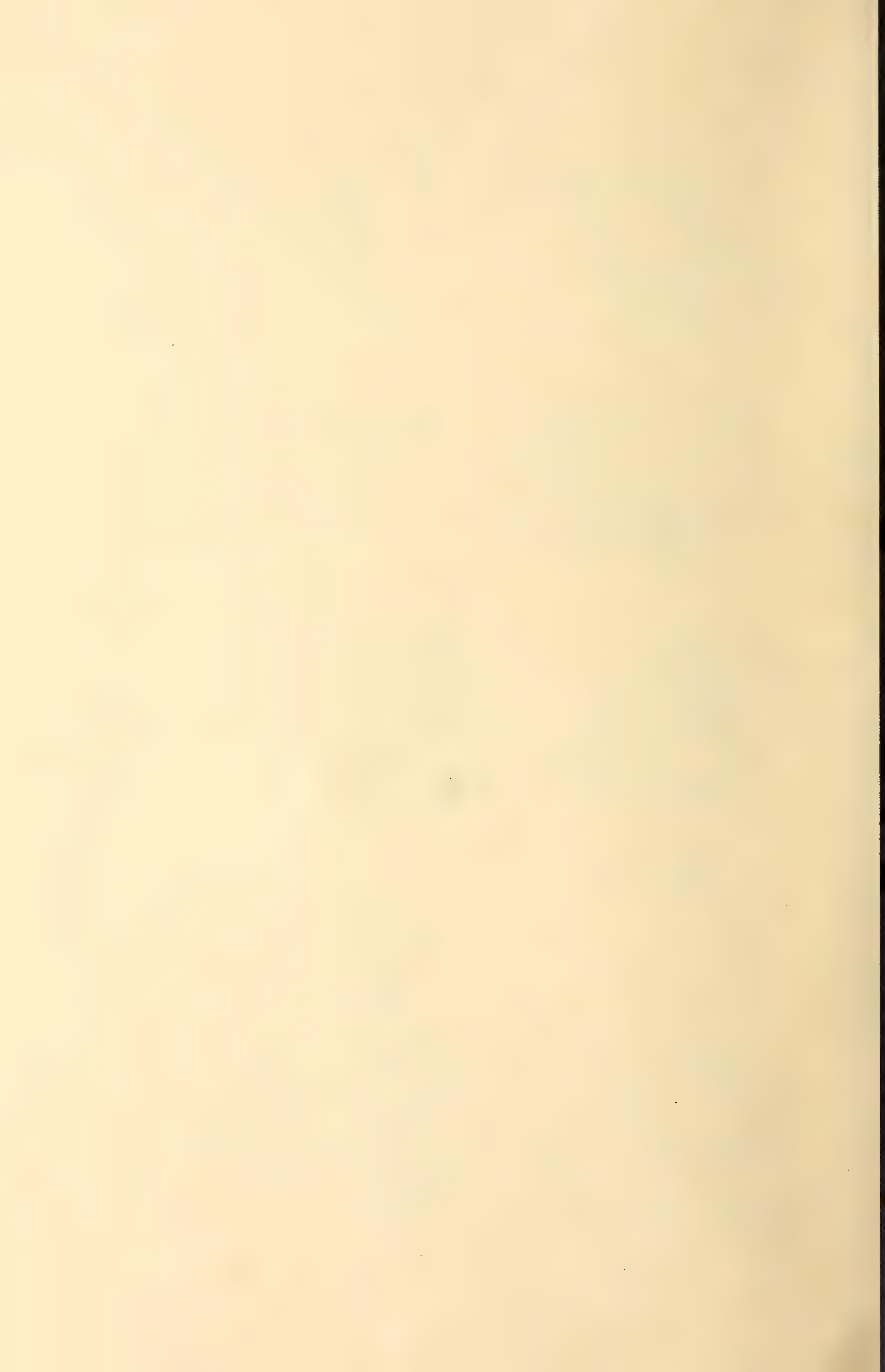


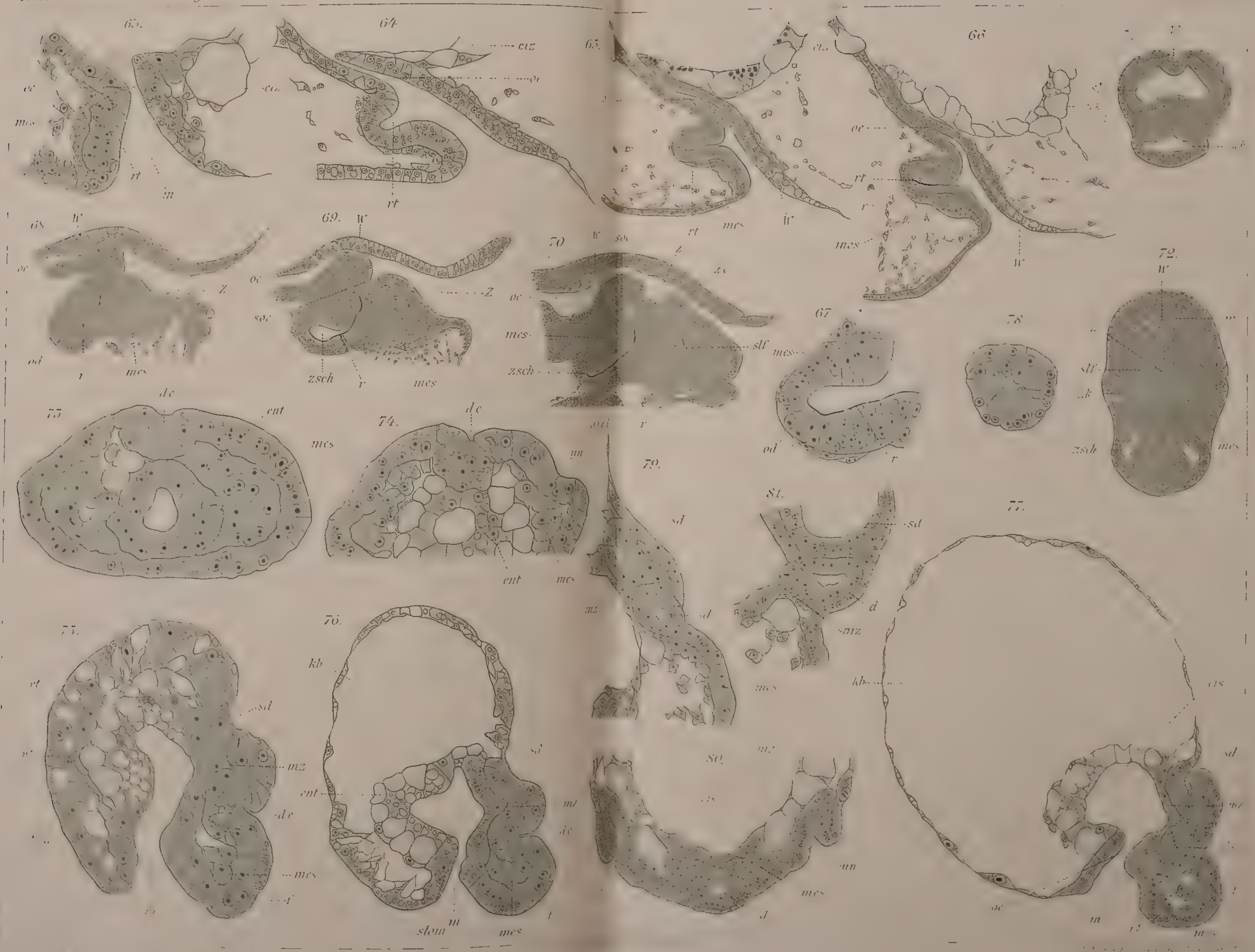


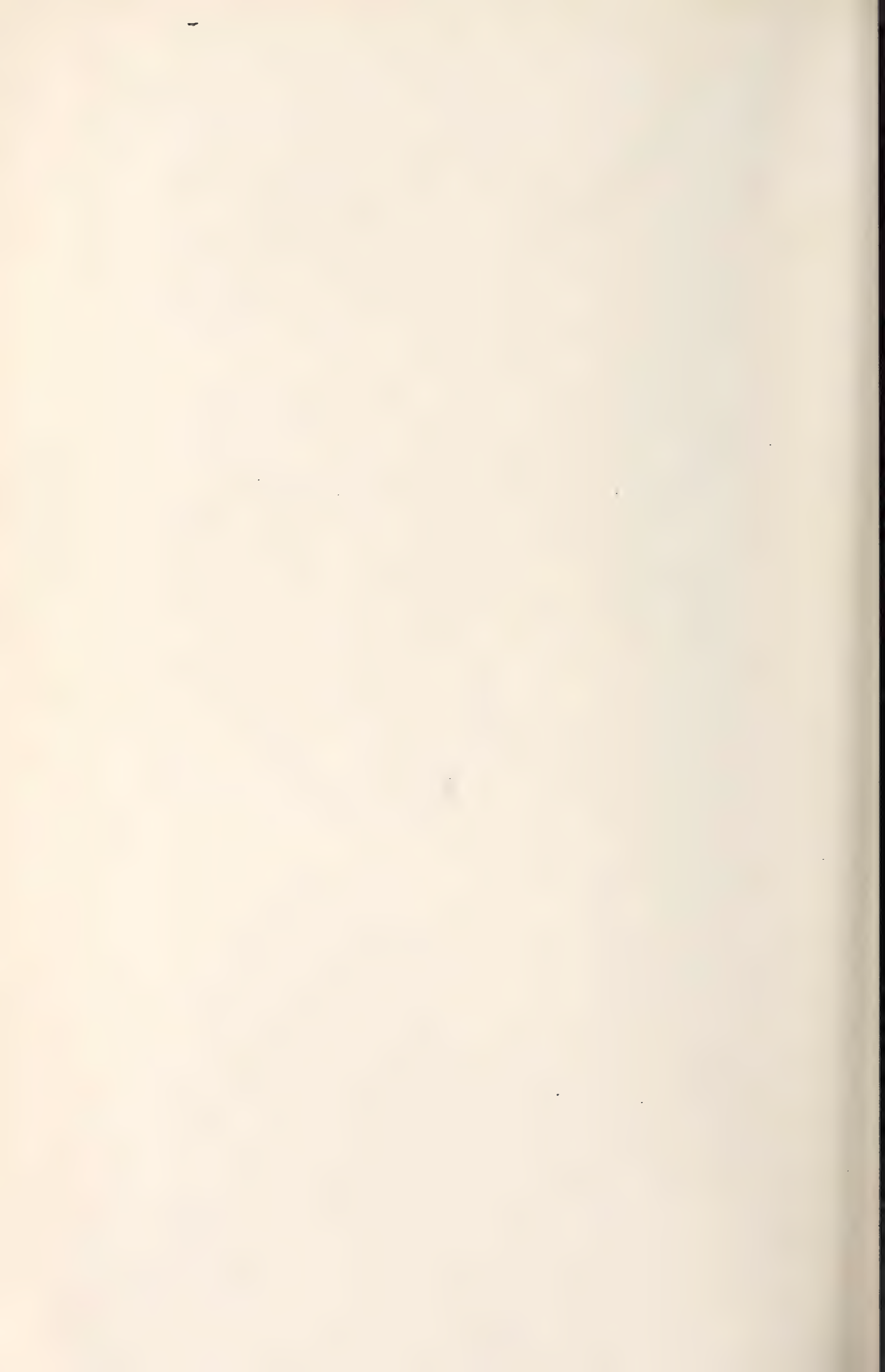


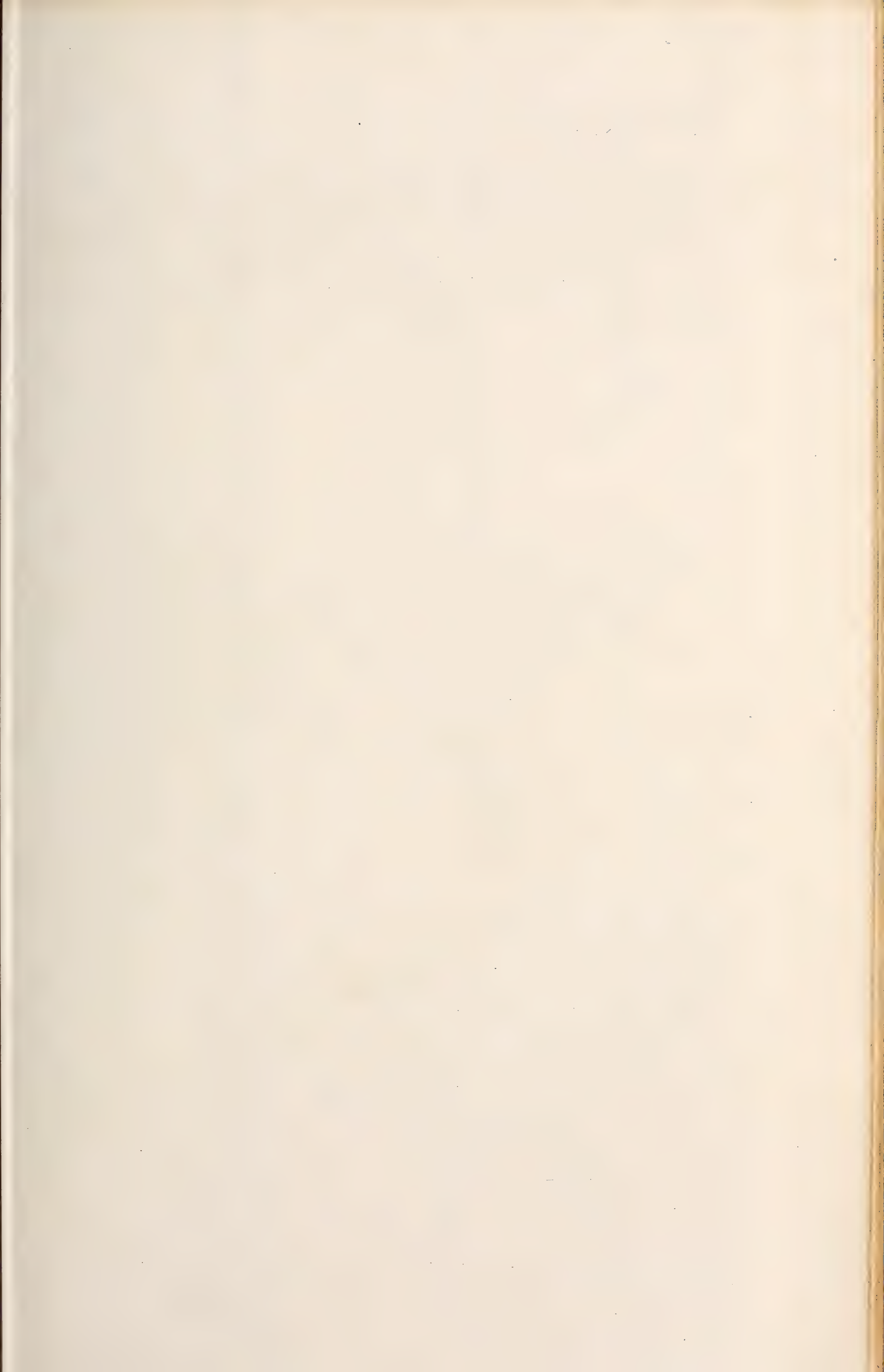


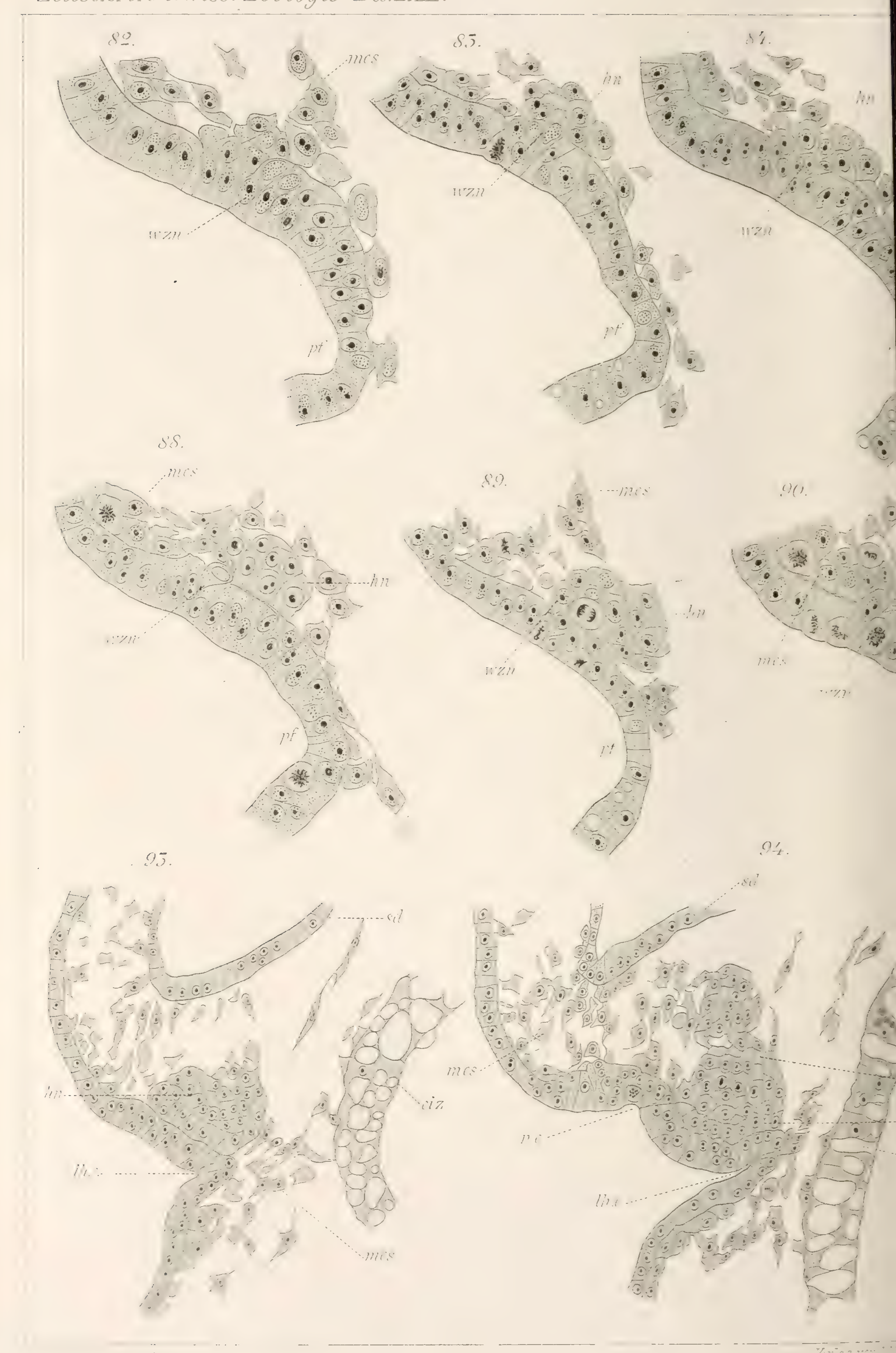
66.
67.
72.
77.
78.
80.
81.
rt
mes
W
ce
r
slf
od
sd
d
mz
ab
eis
oe
un
zsch
zk

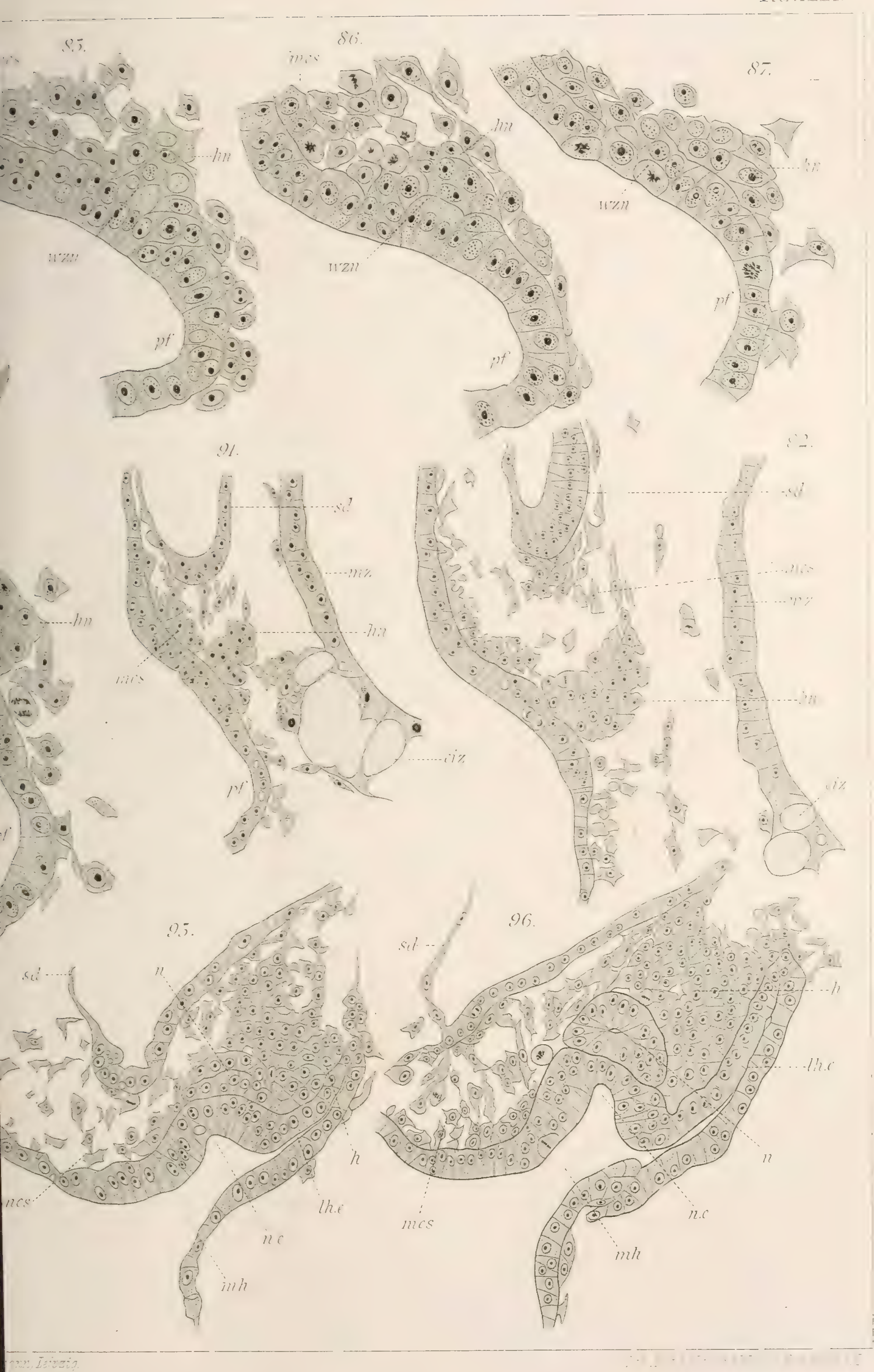






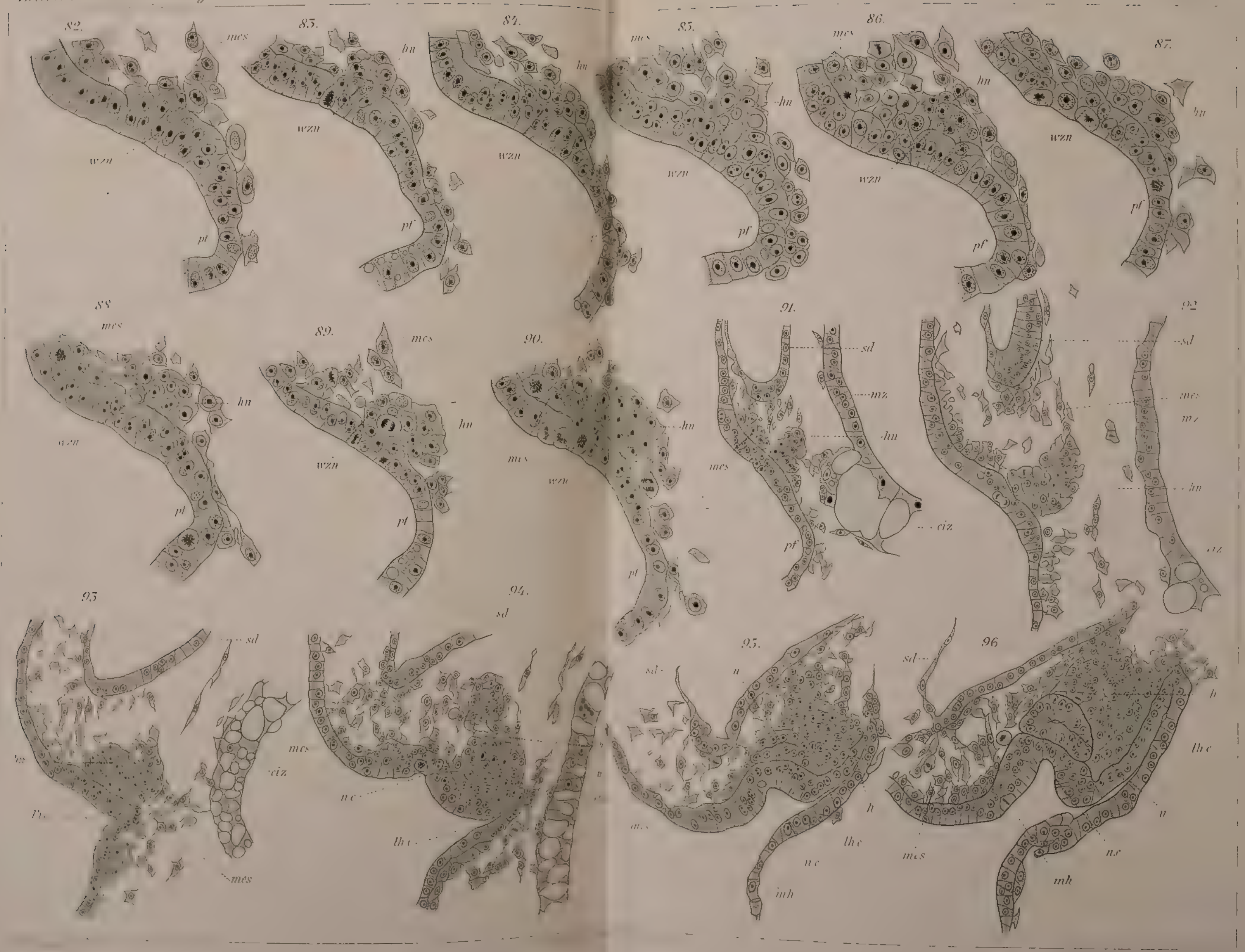


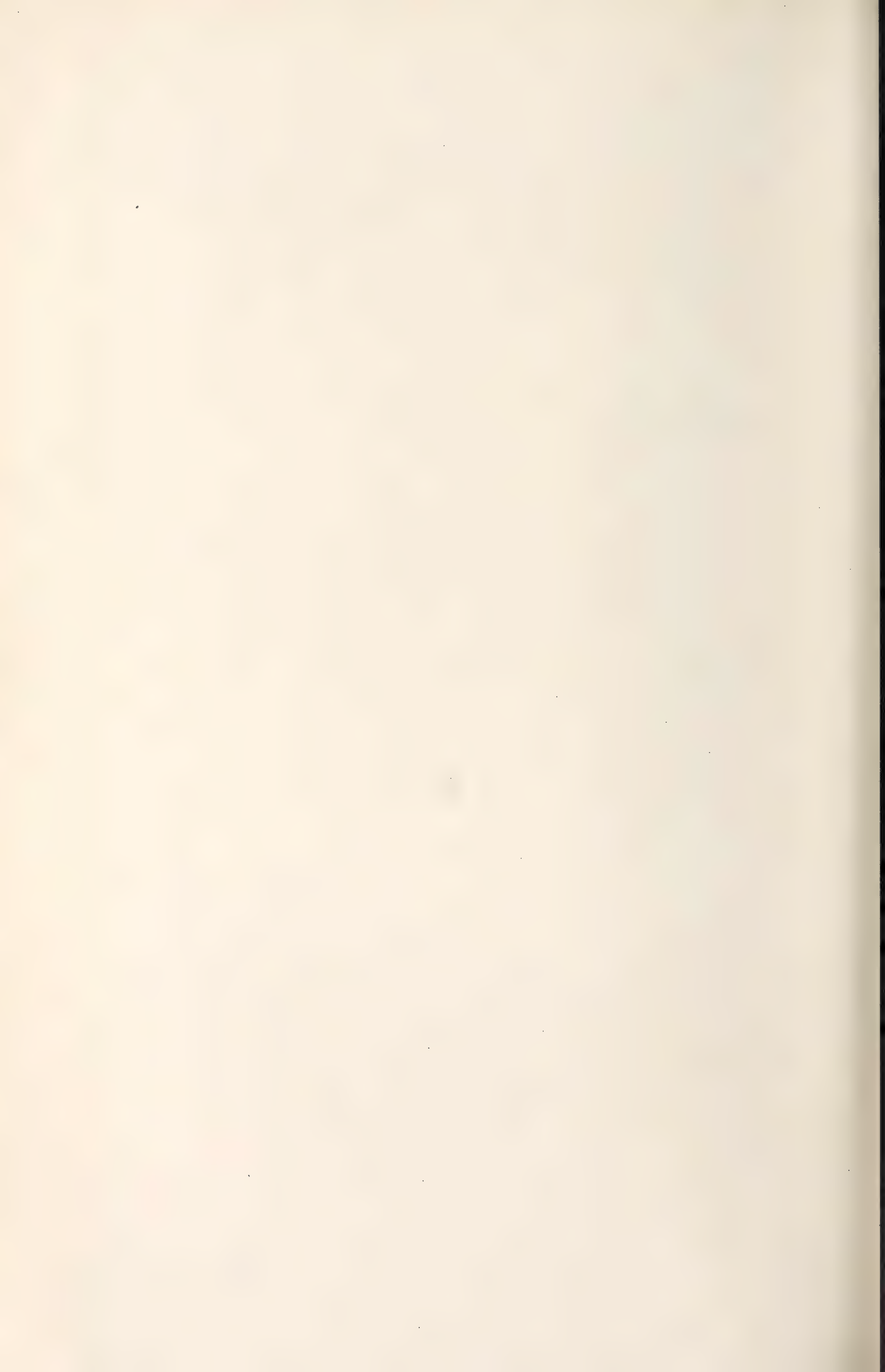

82.
mes
wzn
pf
83.
hn
wzn
pf
84.
hn
wzn
88.
mes
hn
wzn
pf
89.
mes
hn
wzn
pf
90.
mes
93.
sd
hn
ciz
lhs
mes
94.
sd
mes
lhs



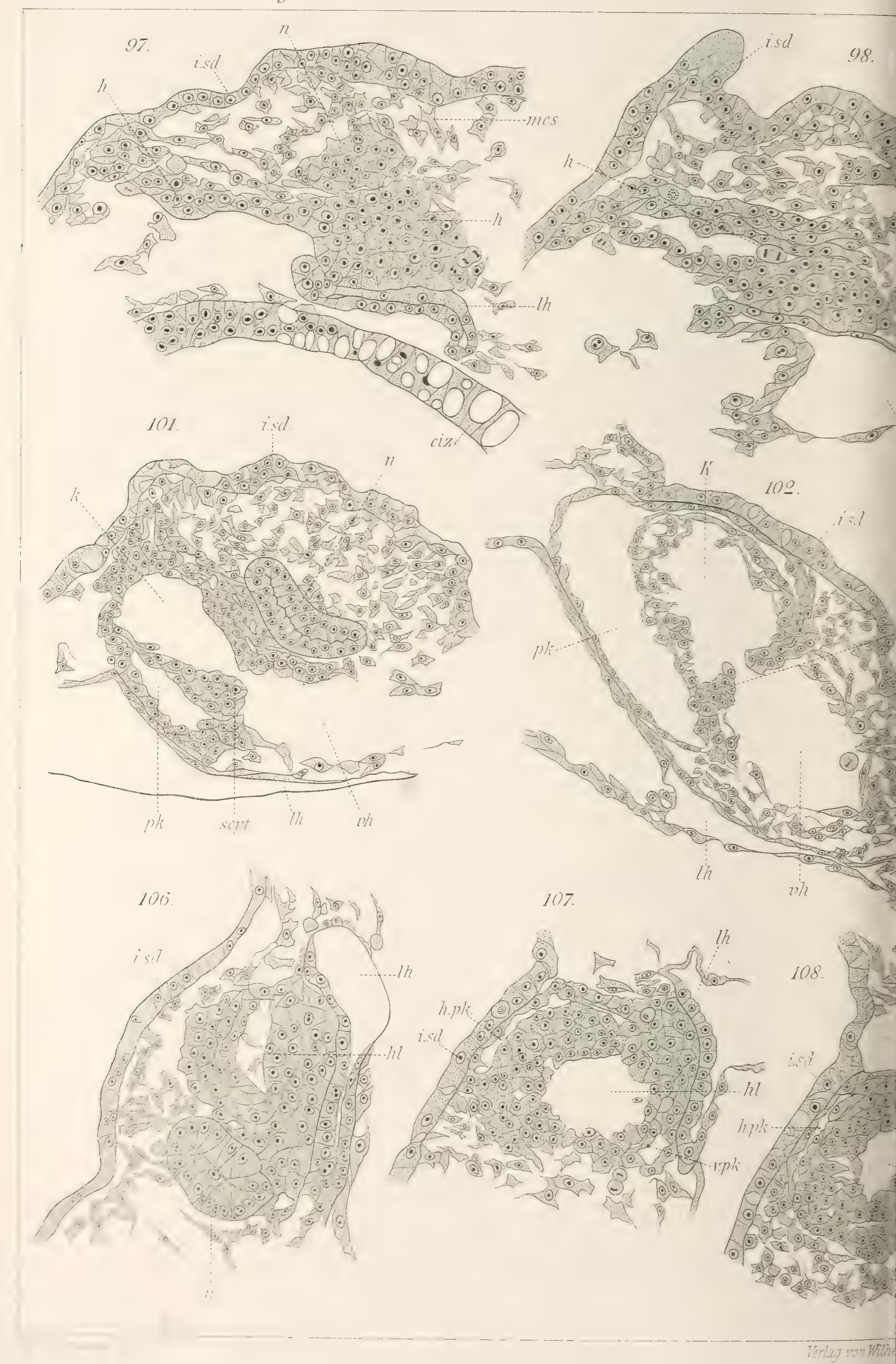
Leipzig.

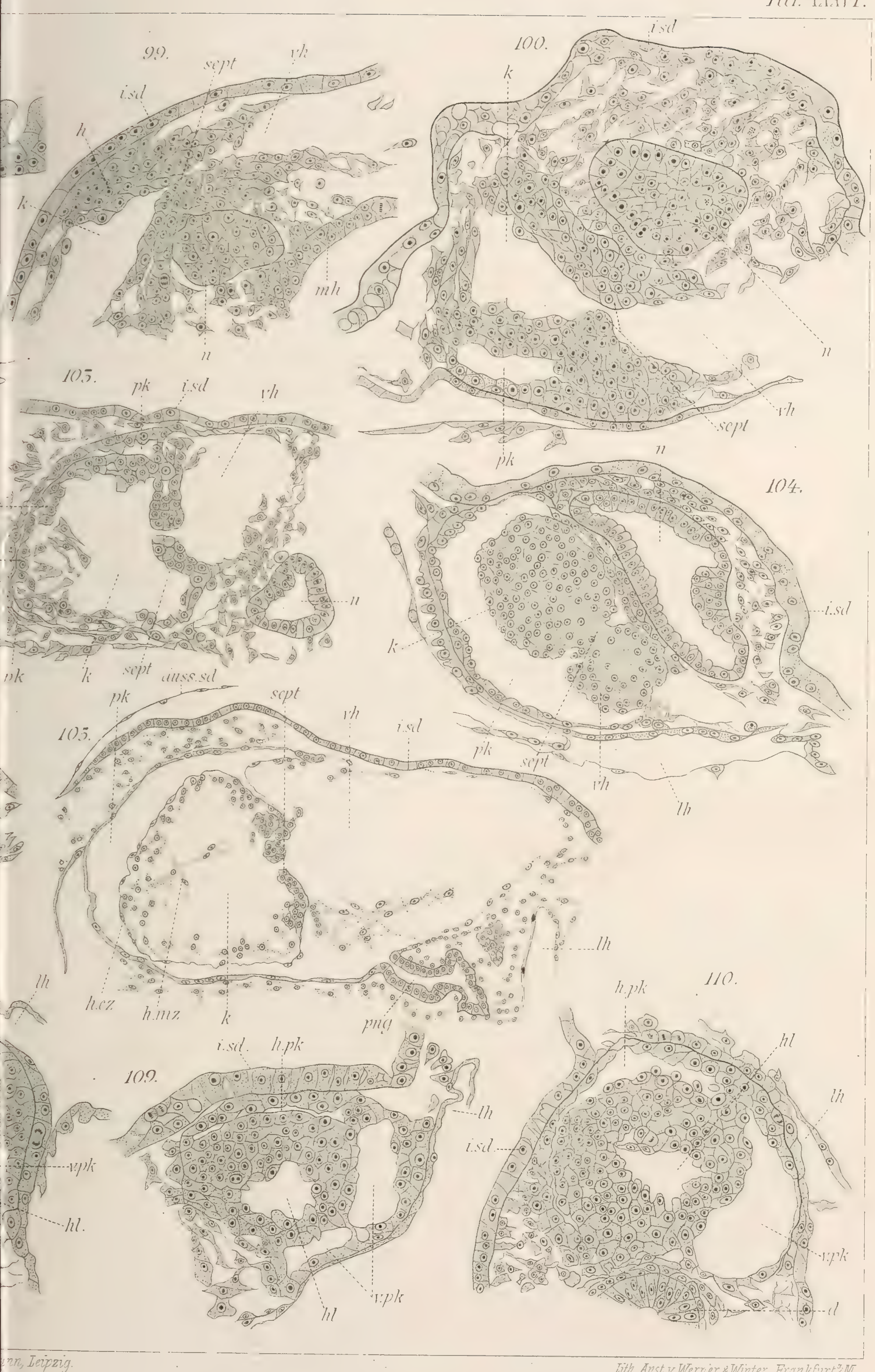



82.
83.
84.
85.
86.
87.
88
89.
90.
91.
92
93
94.
95.
96
mes
hn
wzn
pf
sd
mz
ciz
nc
lhc
mh
n
h

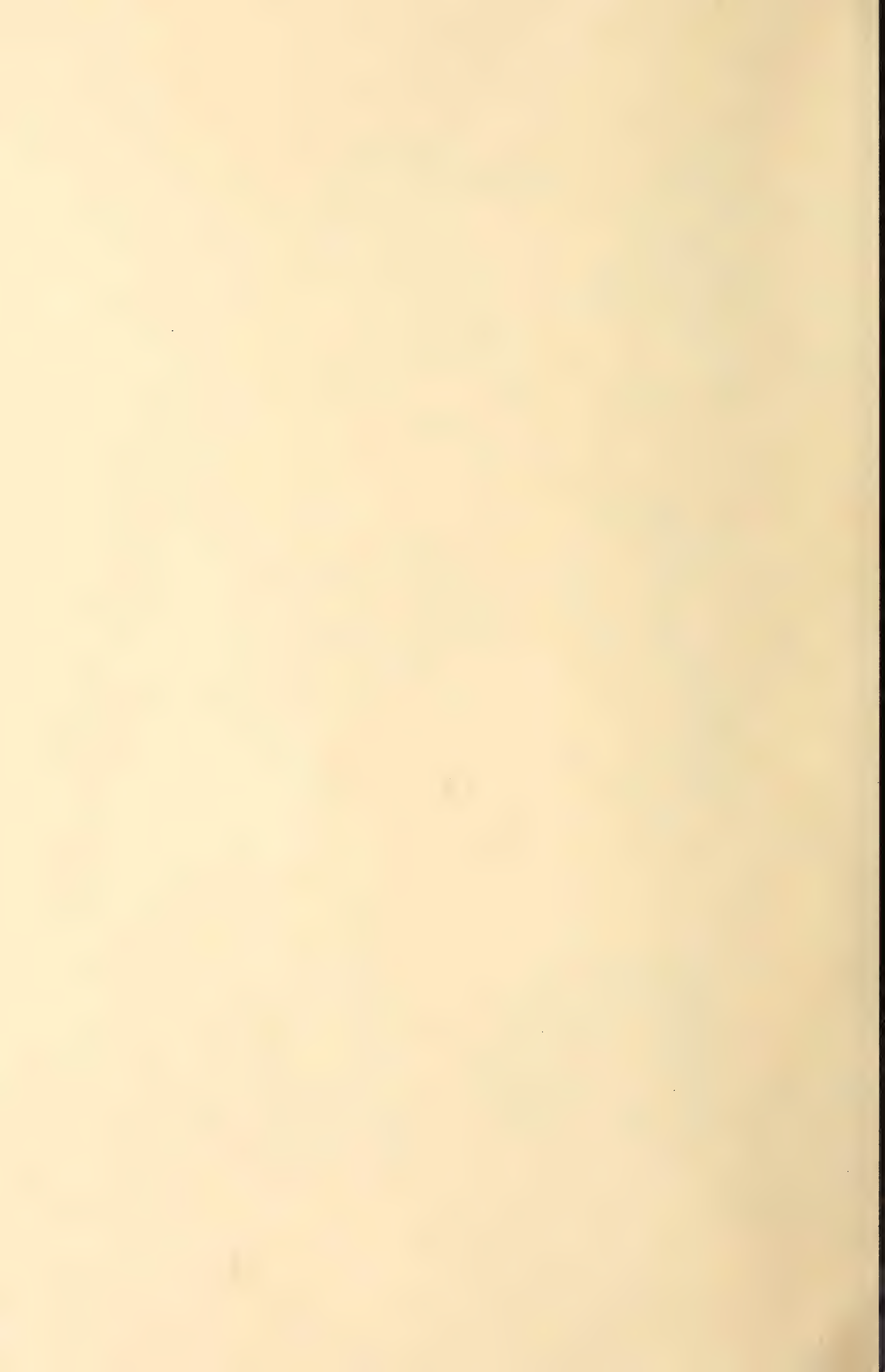


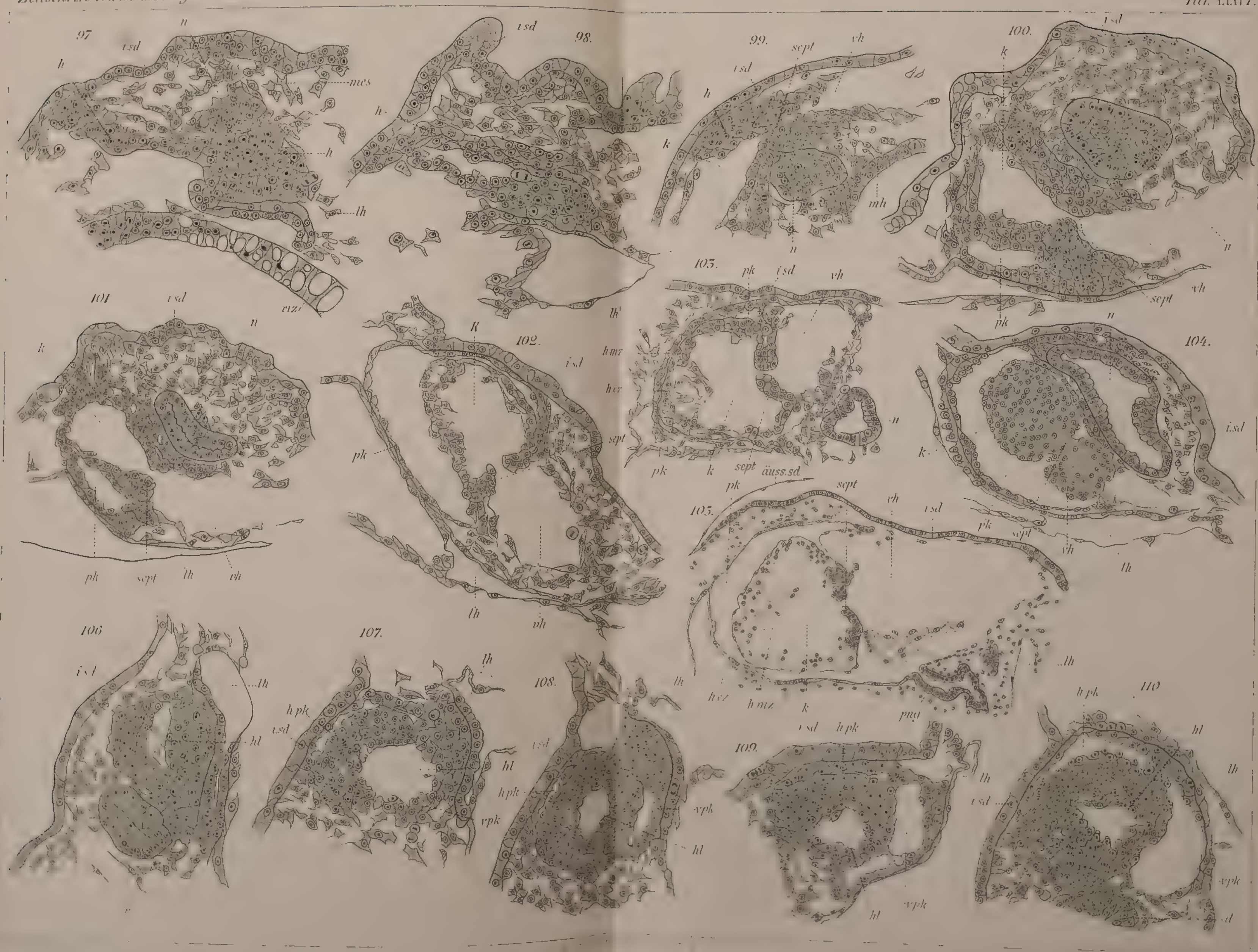



97.
n
i.sd
h
mes
h
lh
ciz
98.
i.sd
h
101.
i.sd
n
k
pk
sept
lh
vh
102.
K
i.sd
pk
lh
vh
106.
i.sd
lh
hl
n
107.
lh
h.pk
i.sd
hl
v.pk
108.
i.sd
h.pk



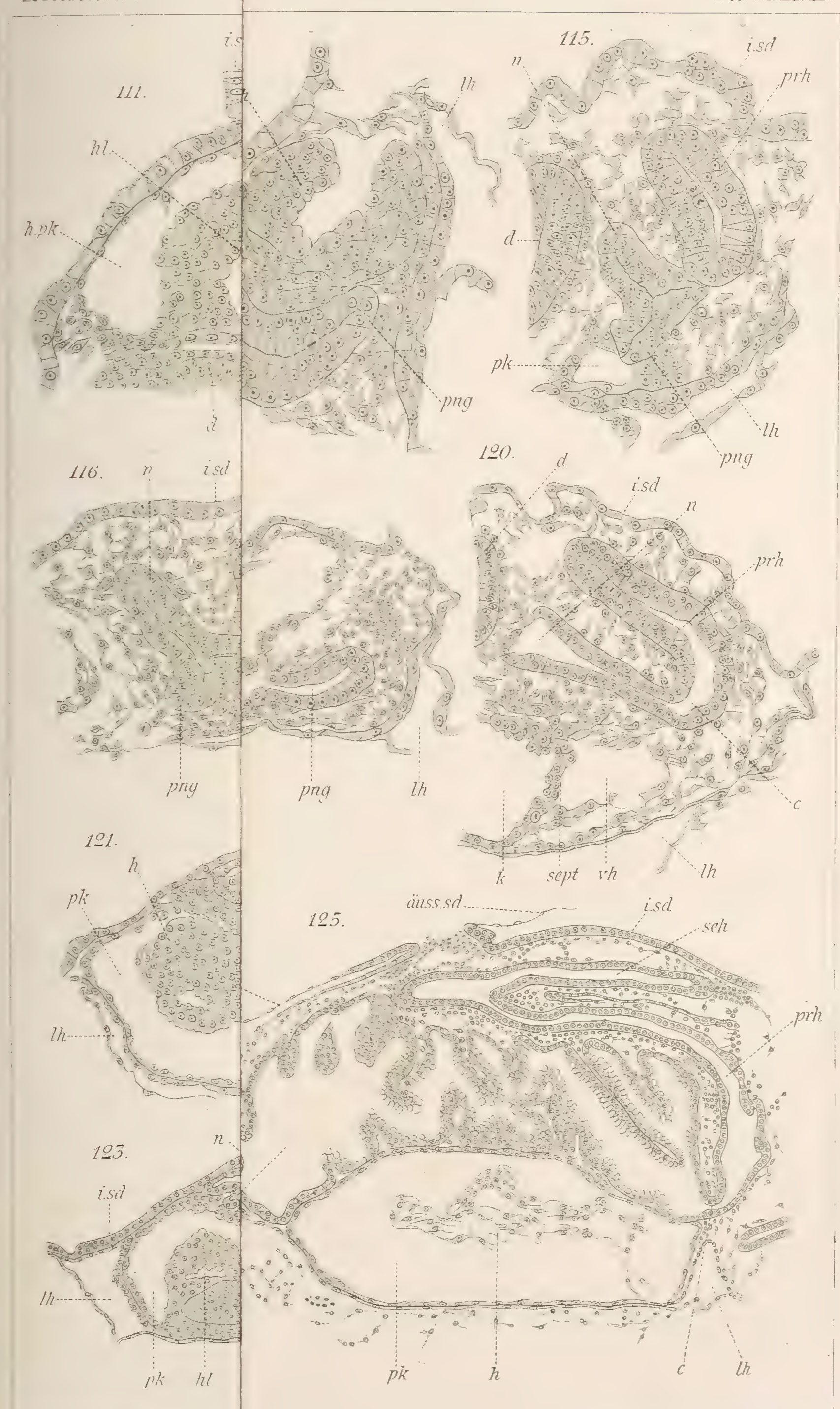
...ann, Leipzig.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.





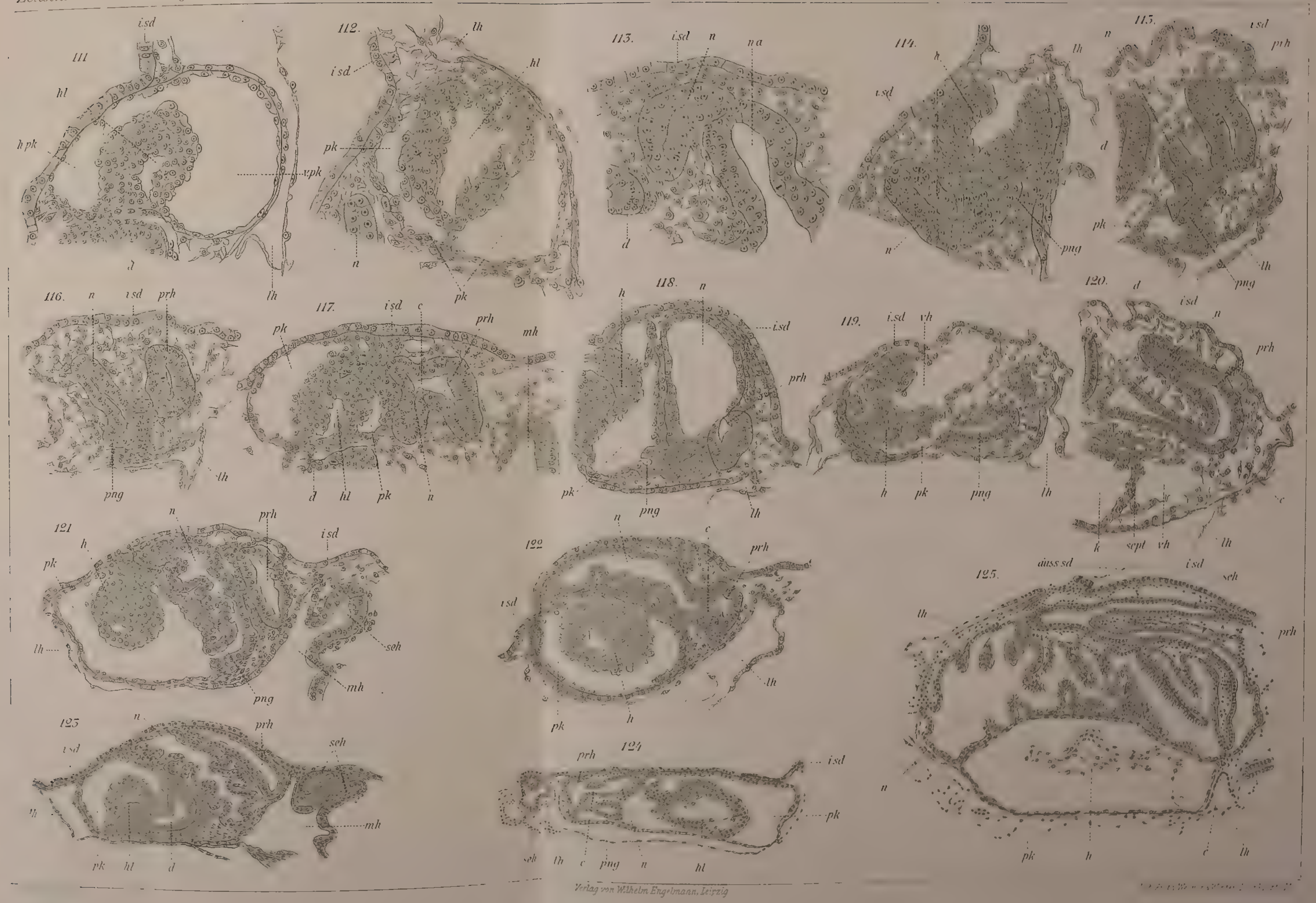
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



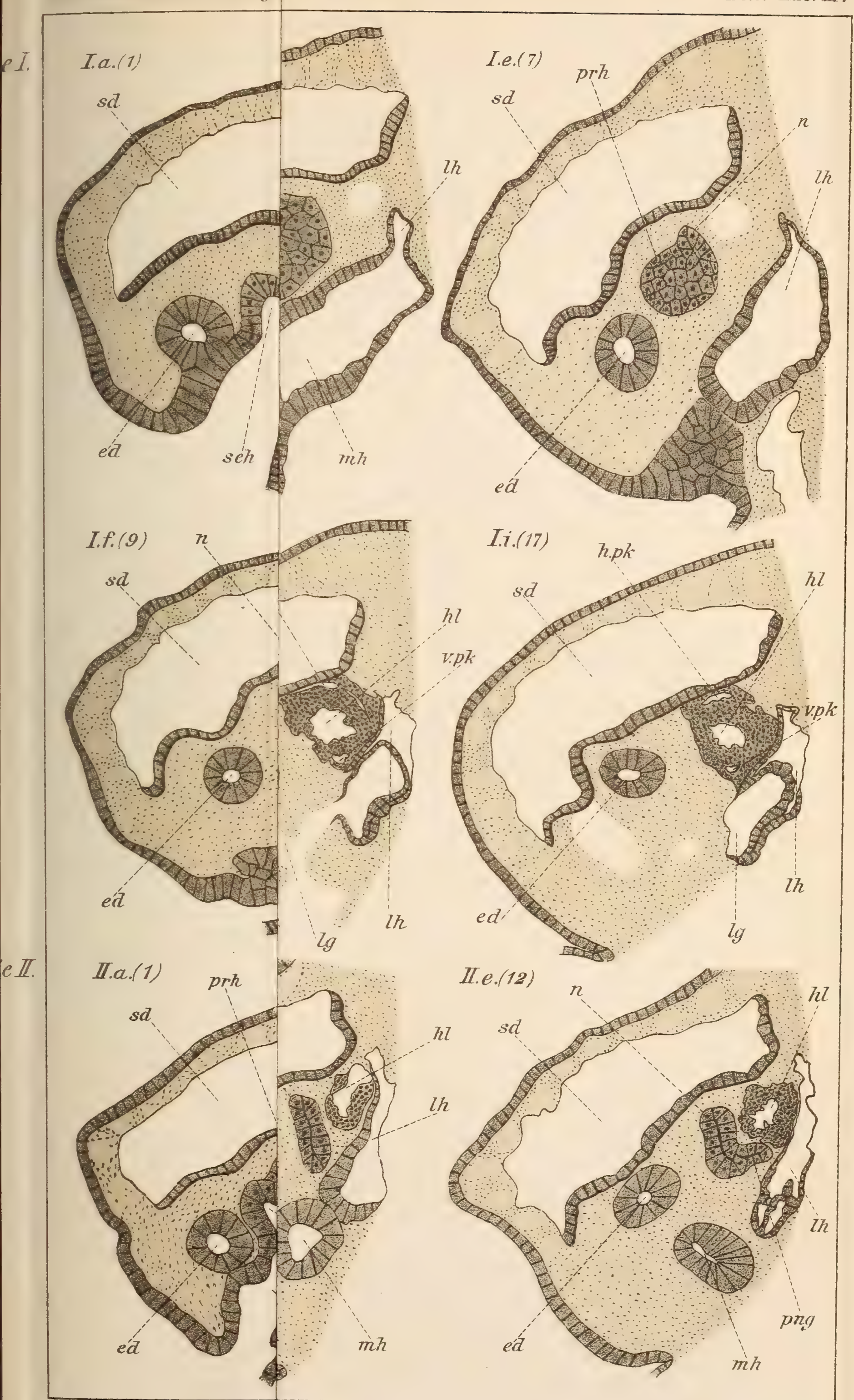


Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.





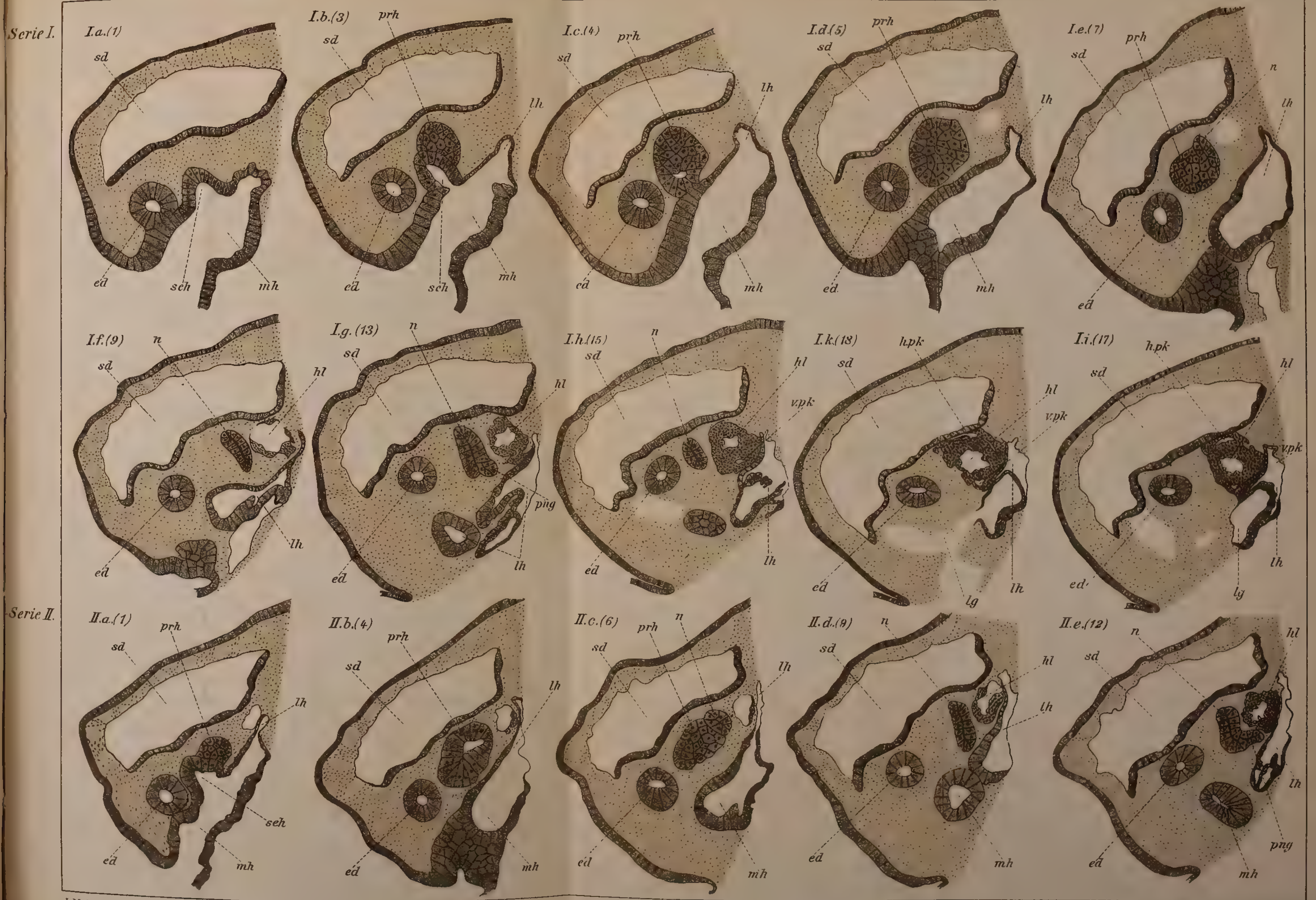




J. Meisenheimer fec.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.



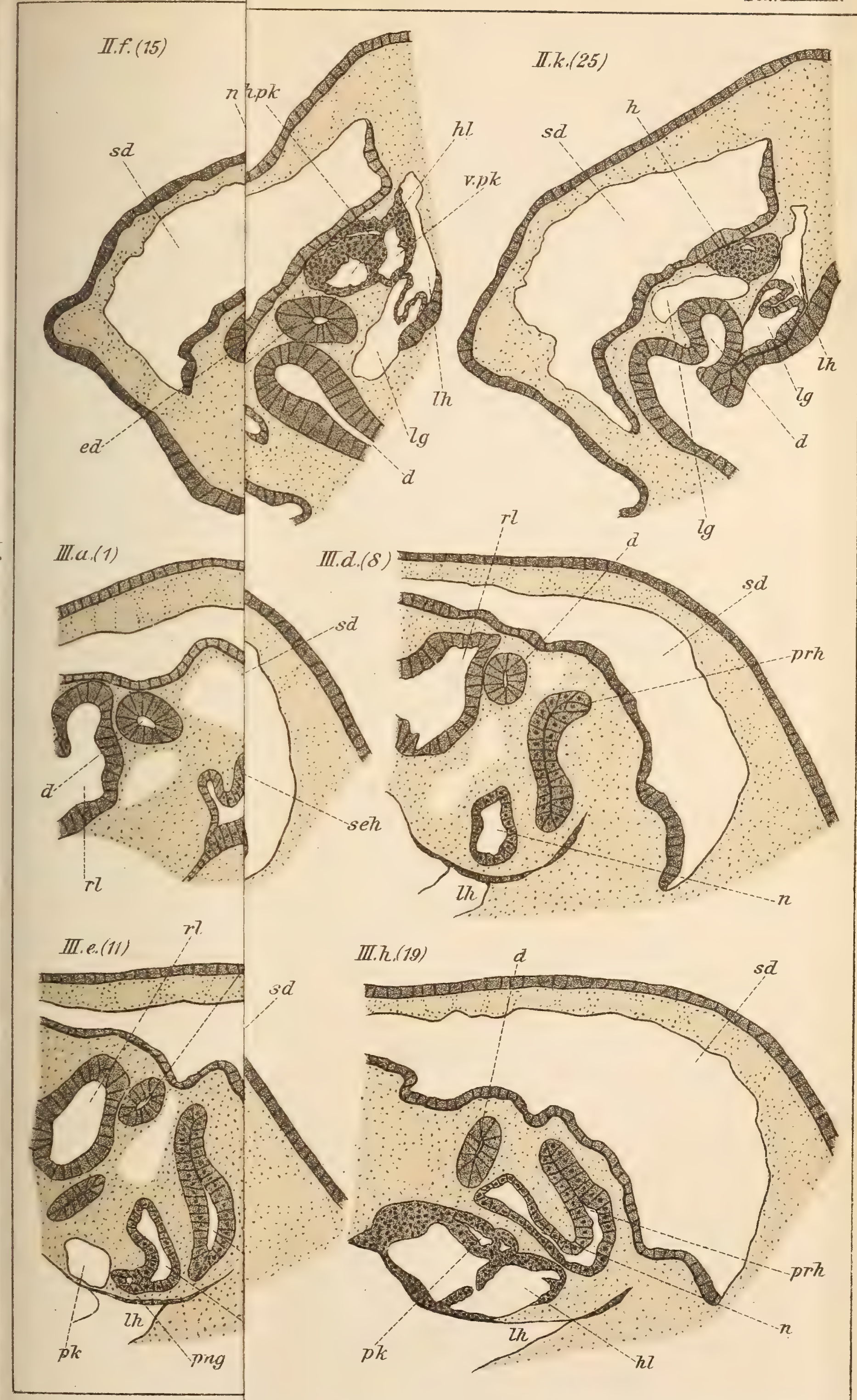


J. Meisenheimer fec.

Verlag v. Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Lith. Anst. v. Julius Klinkhardt, Leipzig.

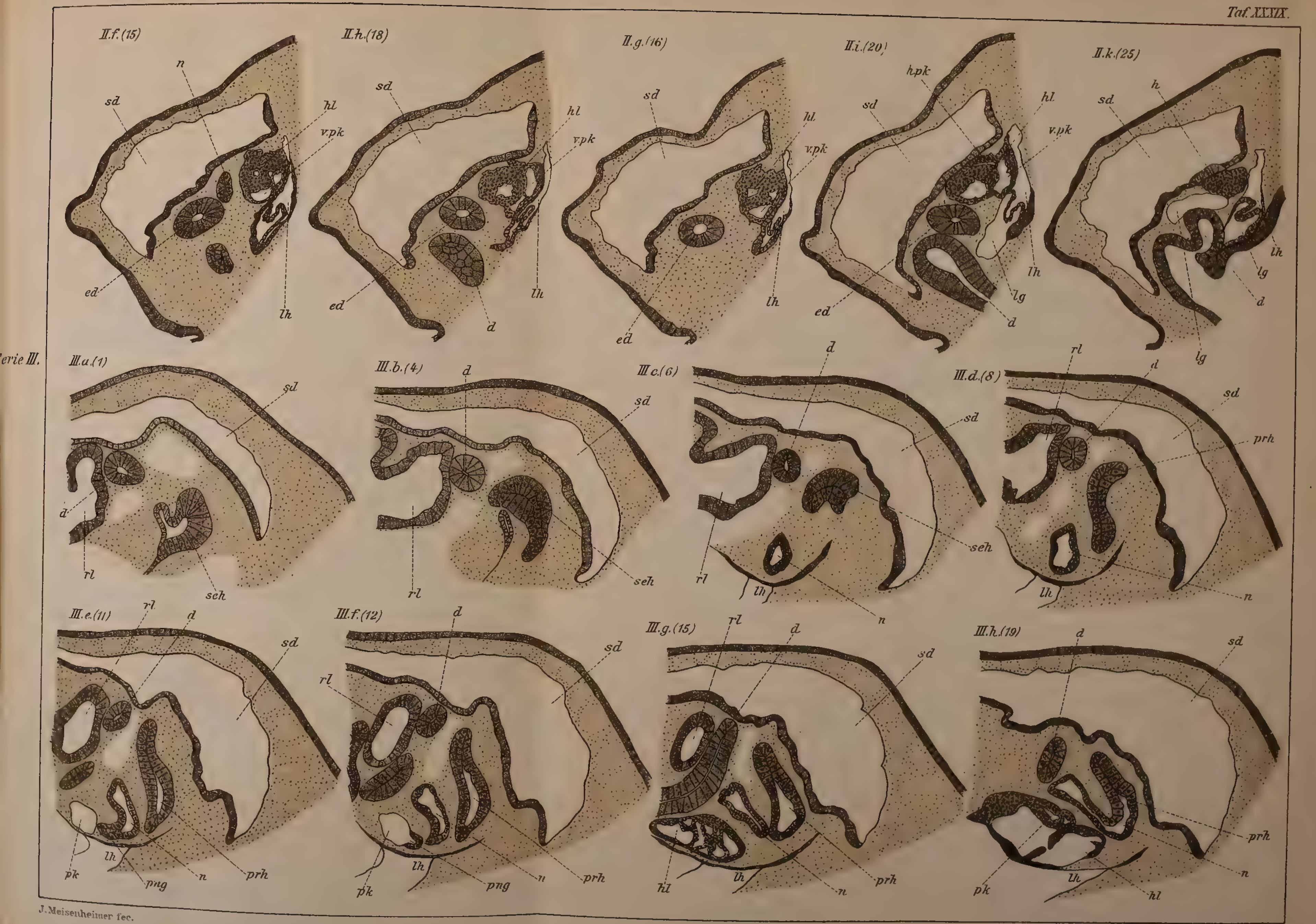




J. Meisenheimer fec.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.



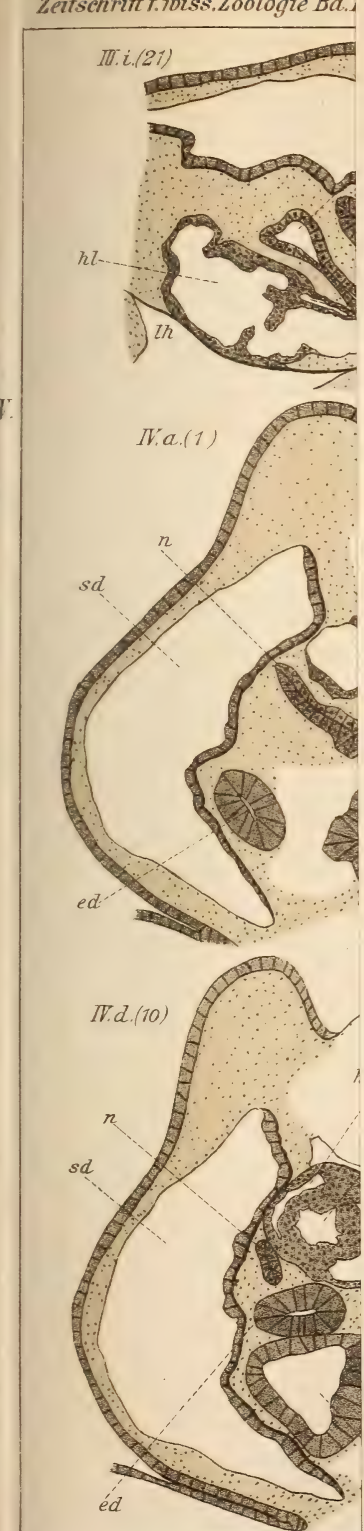


J. Meisenheimer fec.

Verlag v. Wilhelm Engelmann, Leipzig.

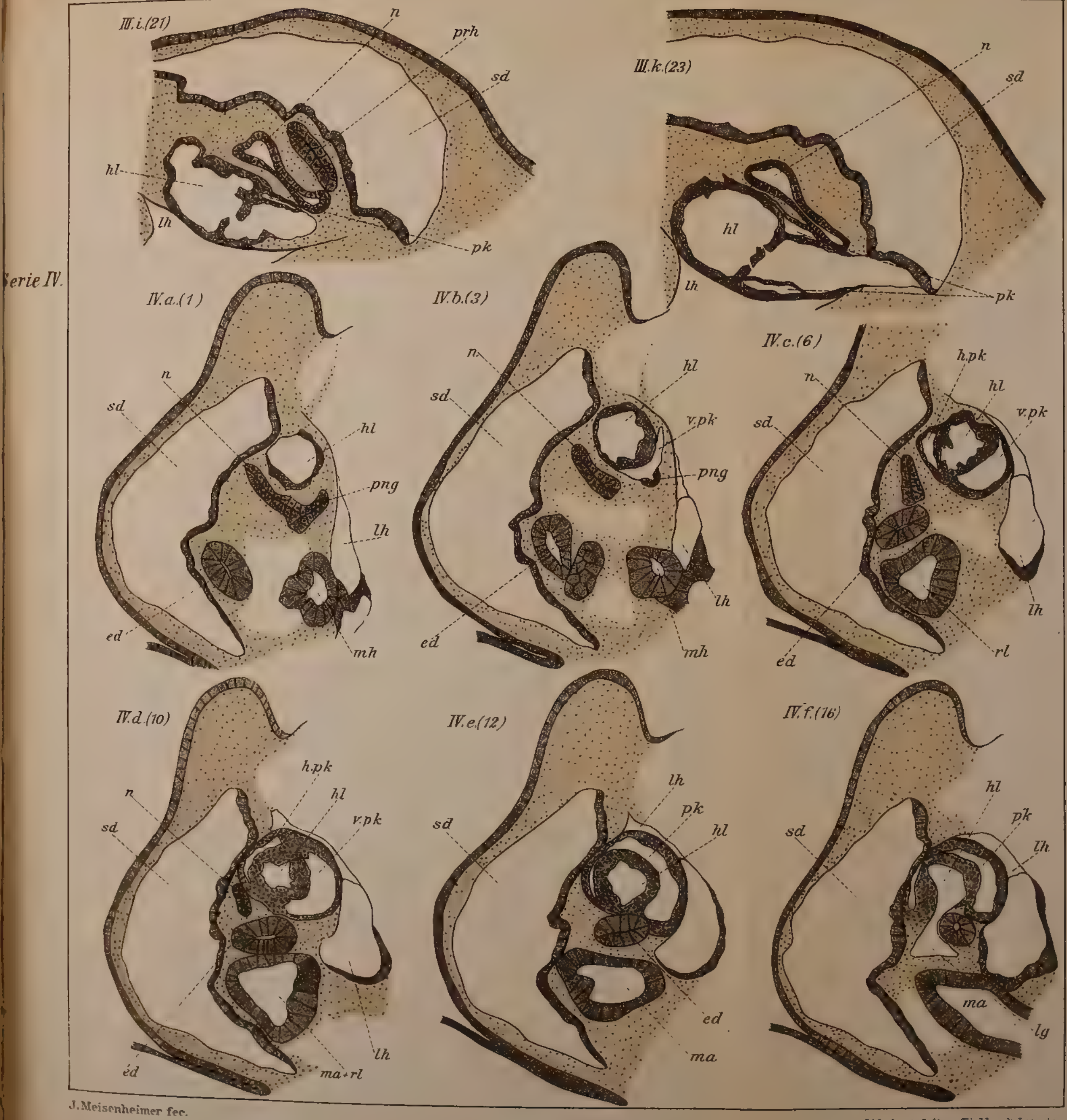
Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.





J. Meisenheimer fec.



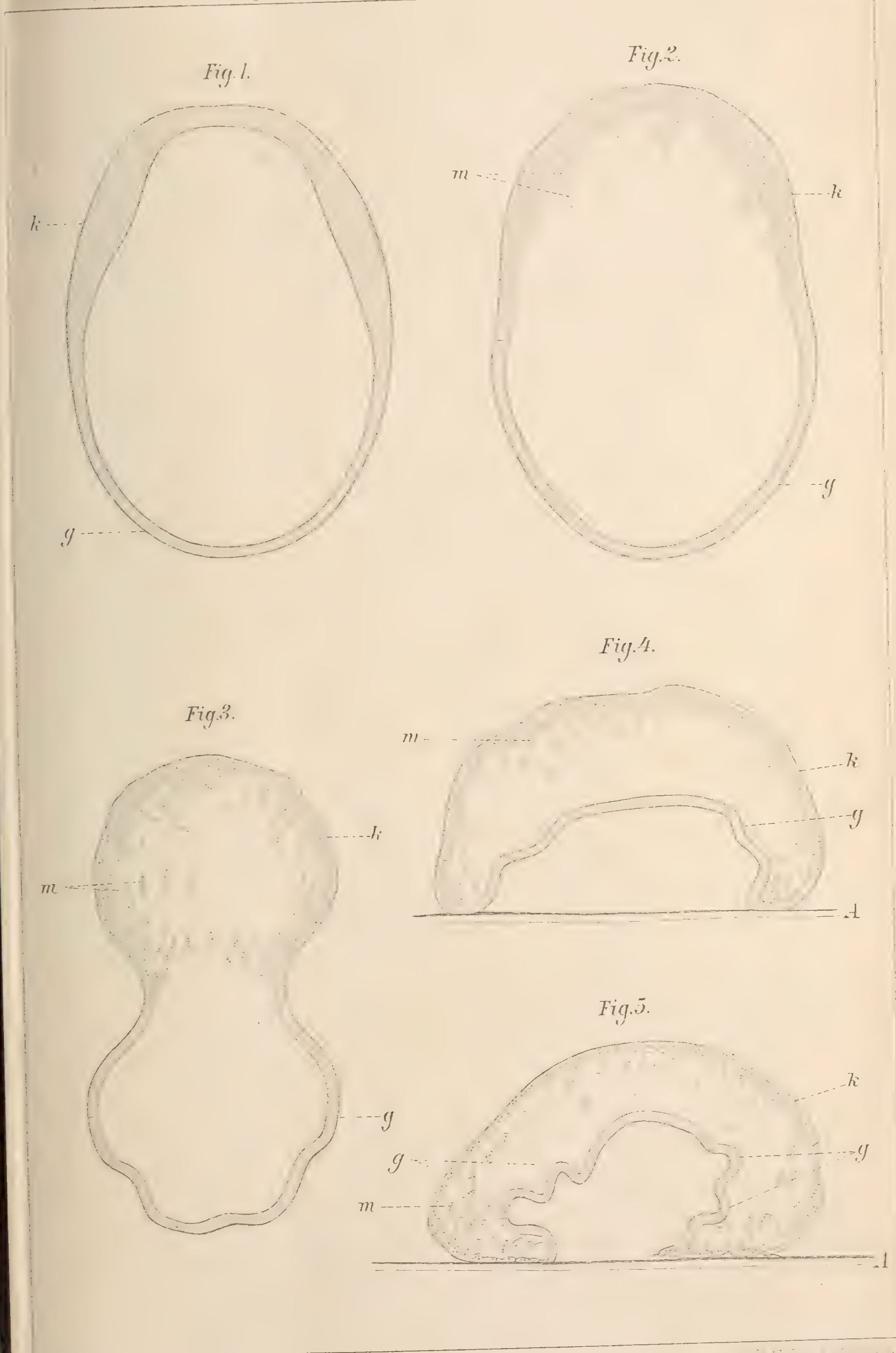


J. Meisenheimer fec.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

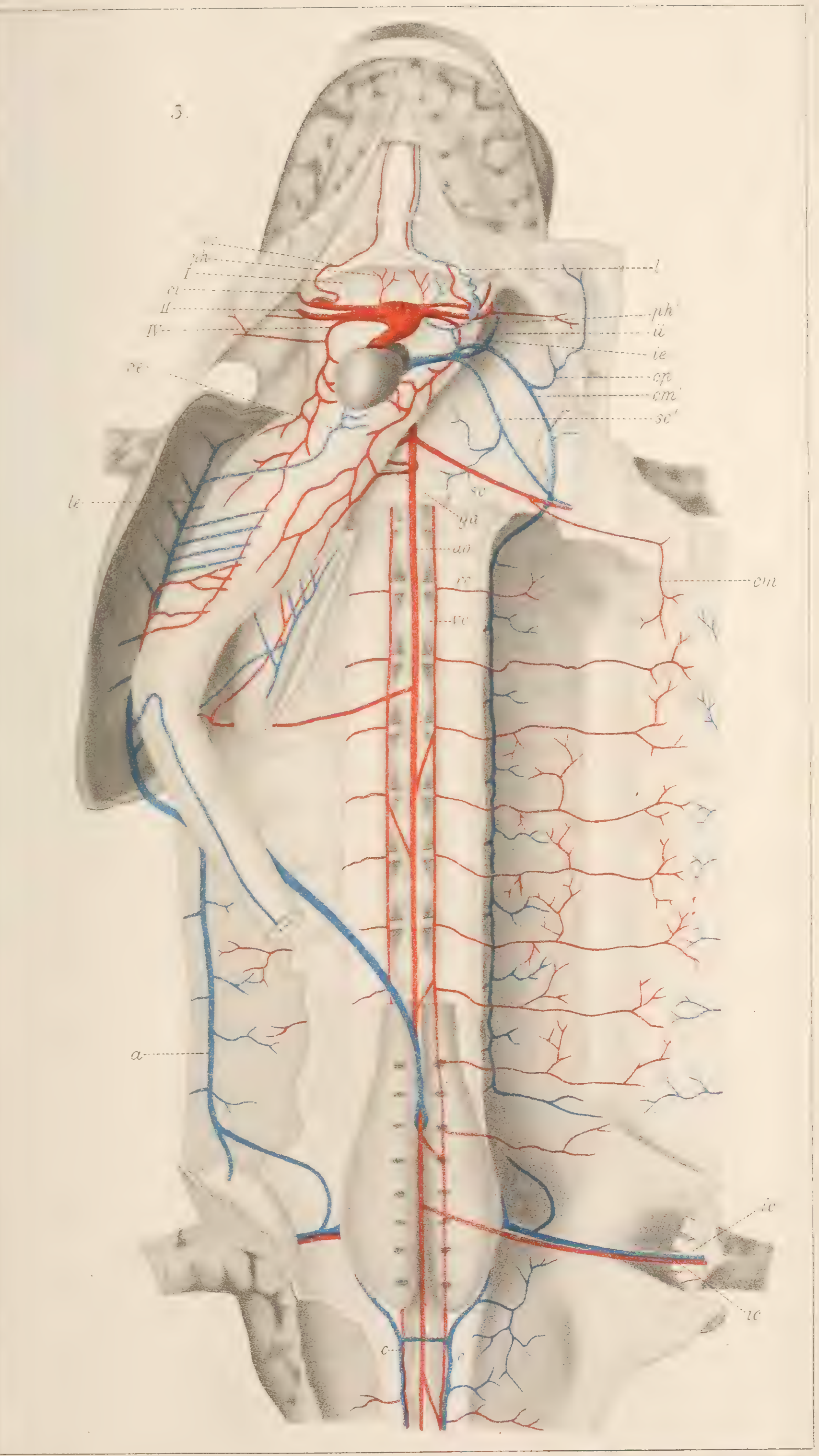
Verlag v. Wilhelm Engelmann, Leipzig.



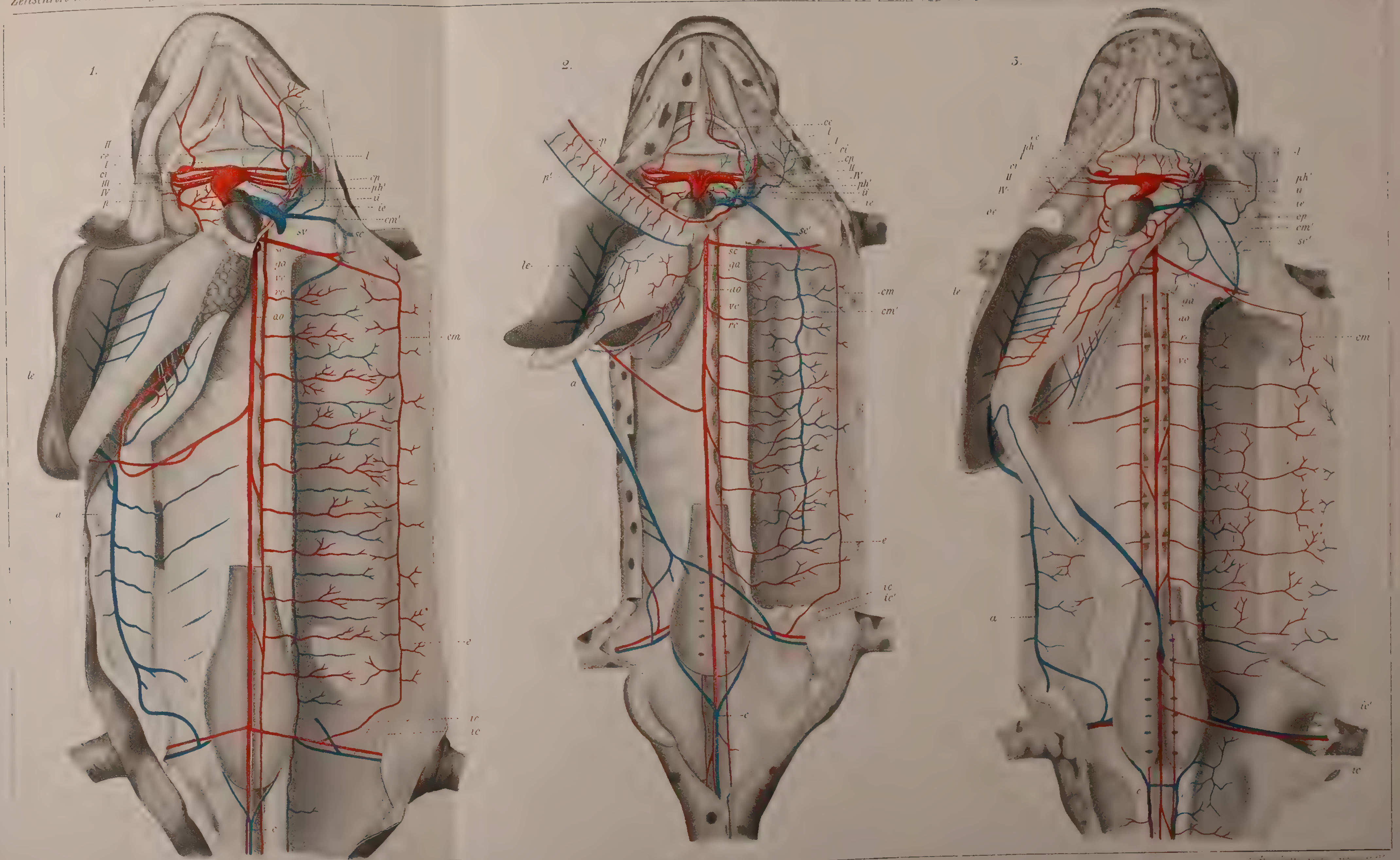


O. Maas gez.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.




3.
ph
I
II
IV
l
ph'
ü
ie
cp
cm'
sc'
le
sc
gä
ao
rc
vc
cm
a
ic
c







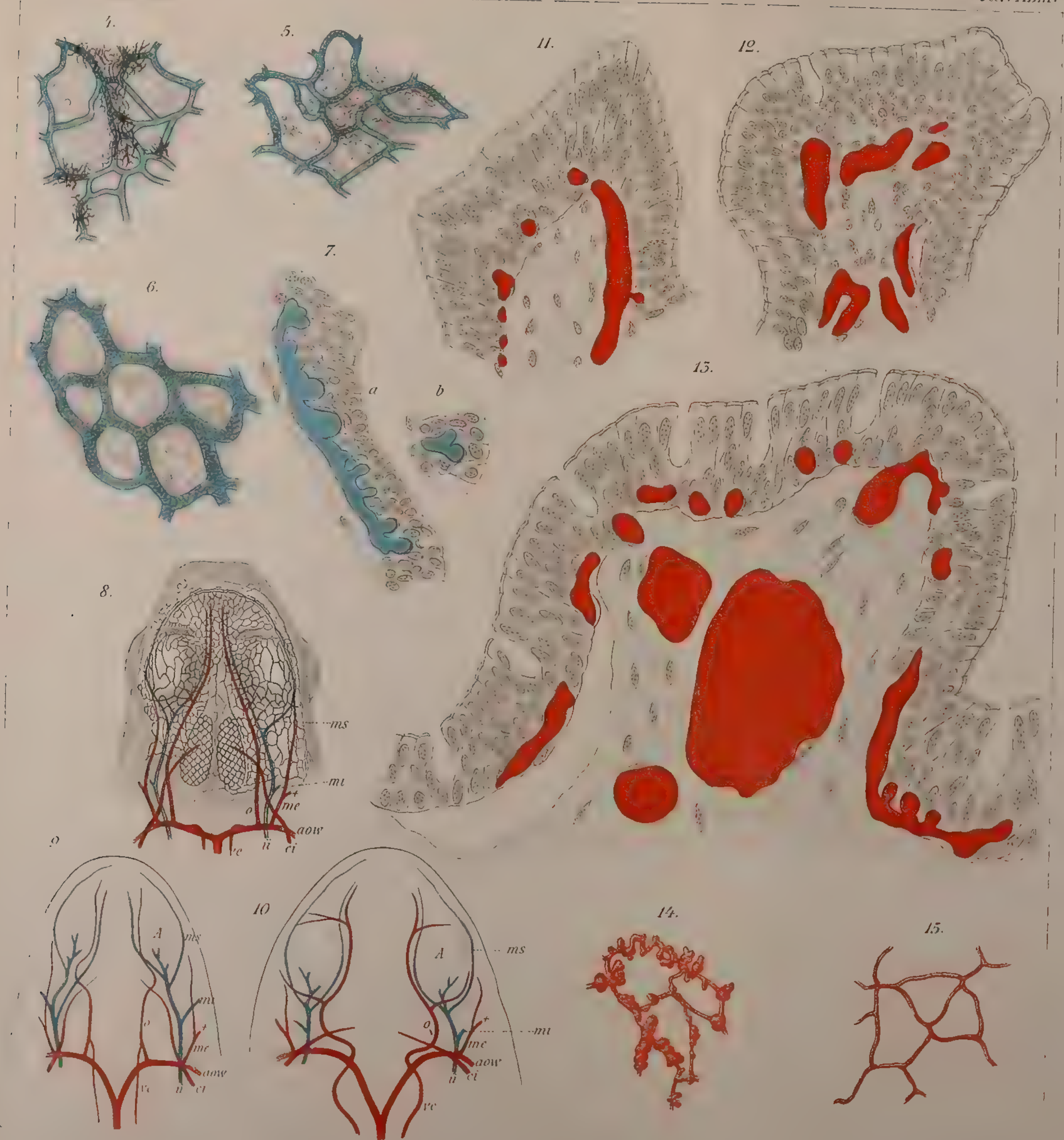
4.

6.

8.

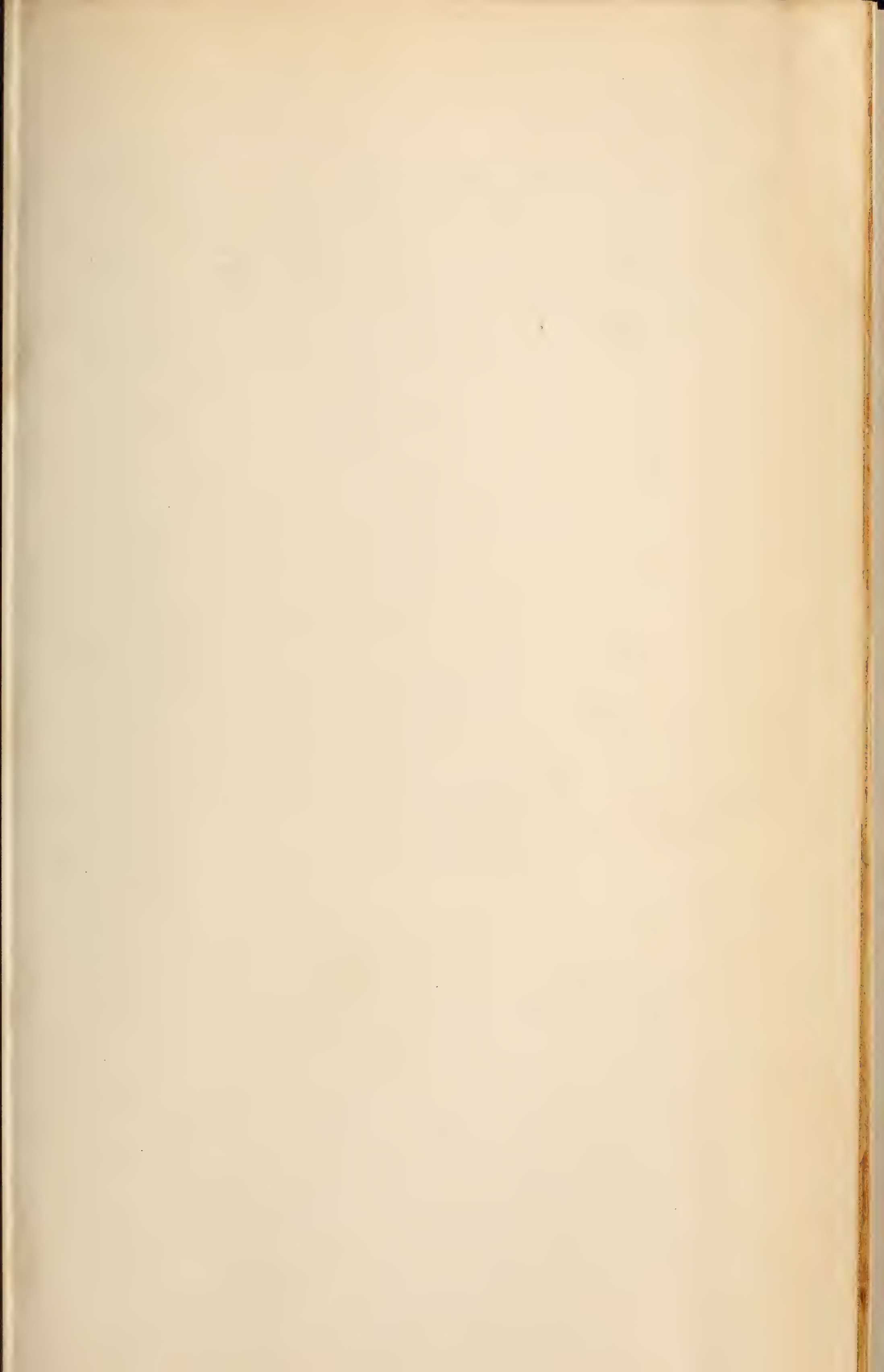
9.

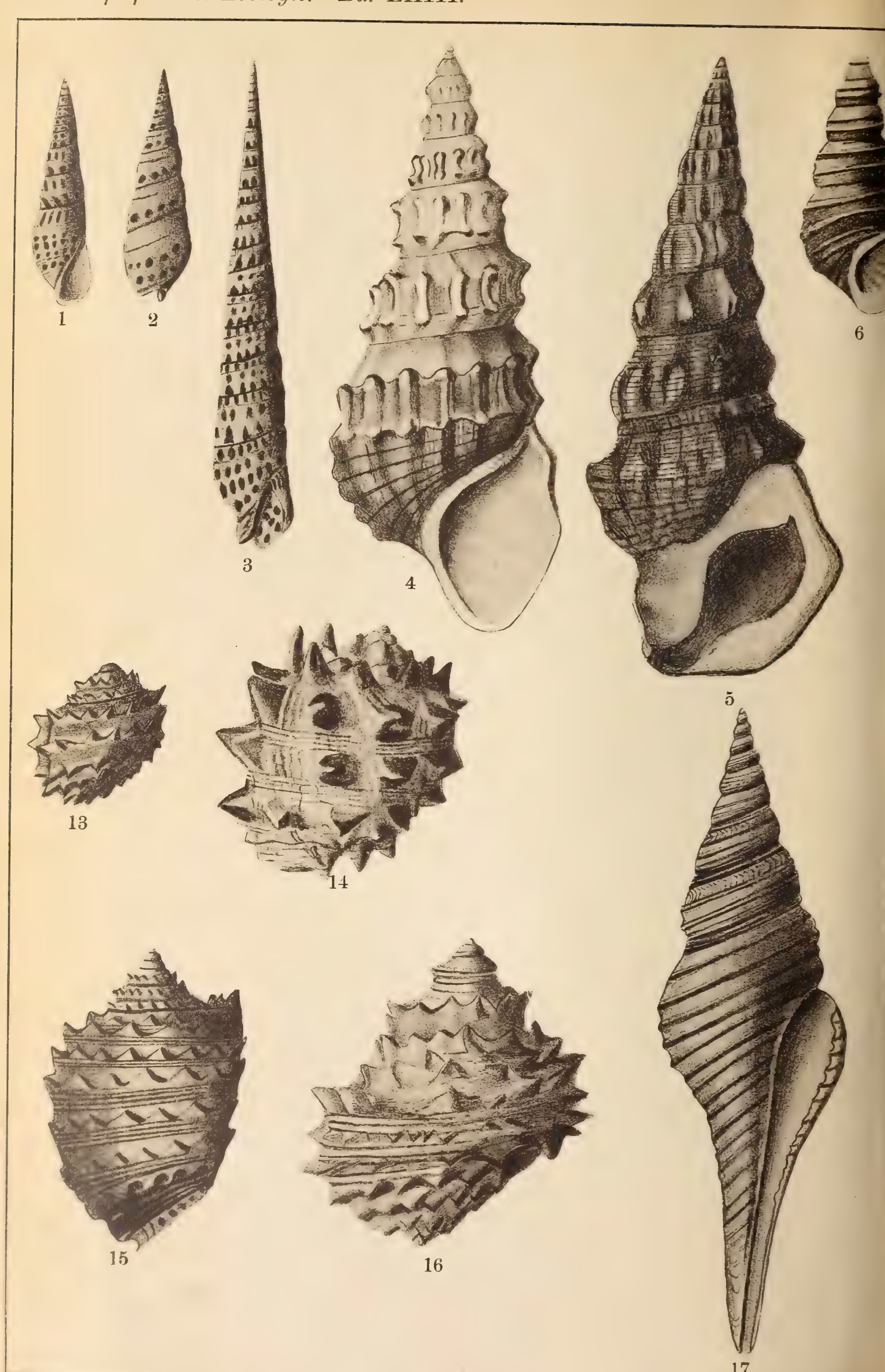




Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

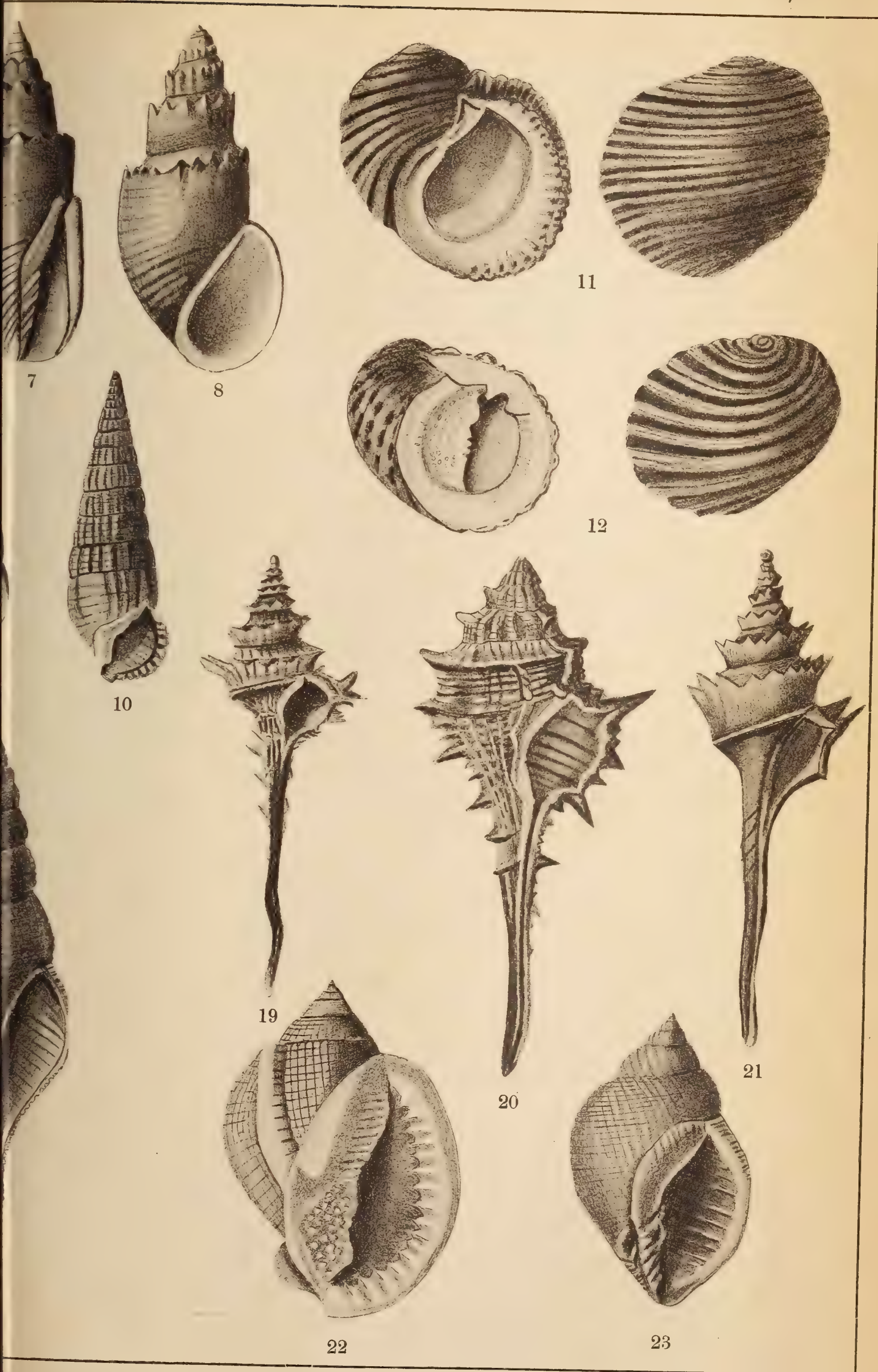






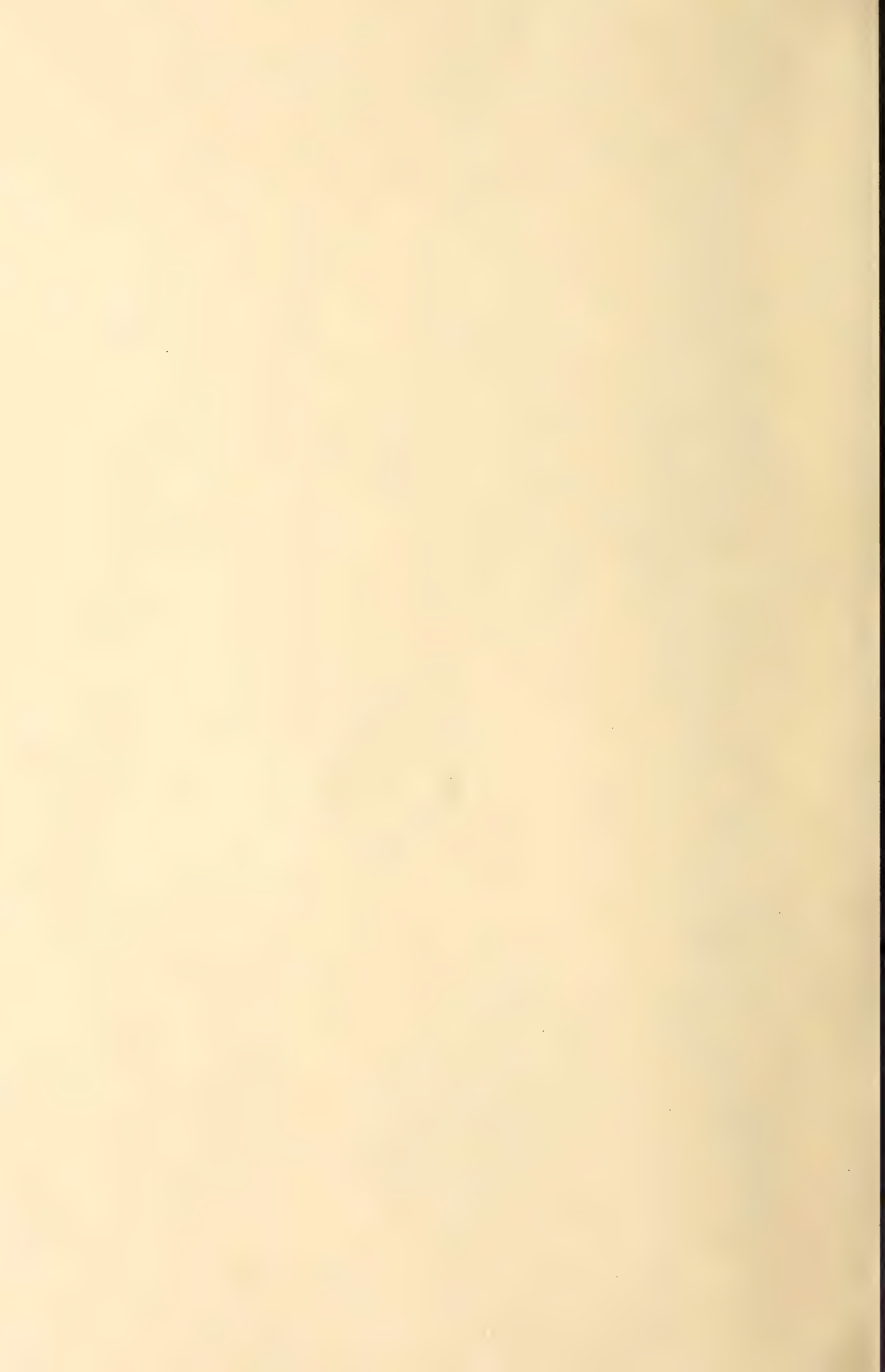
Gräfin v. Linden del.

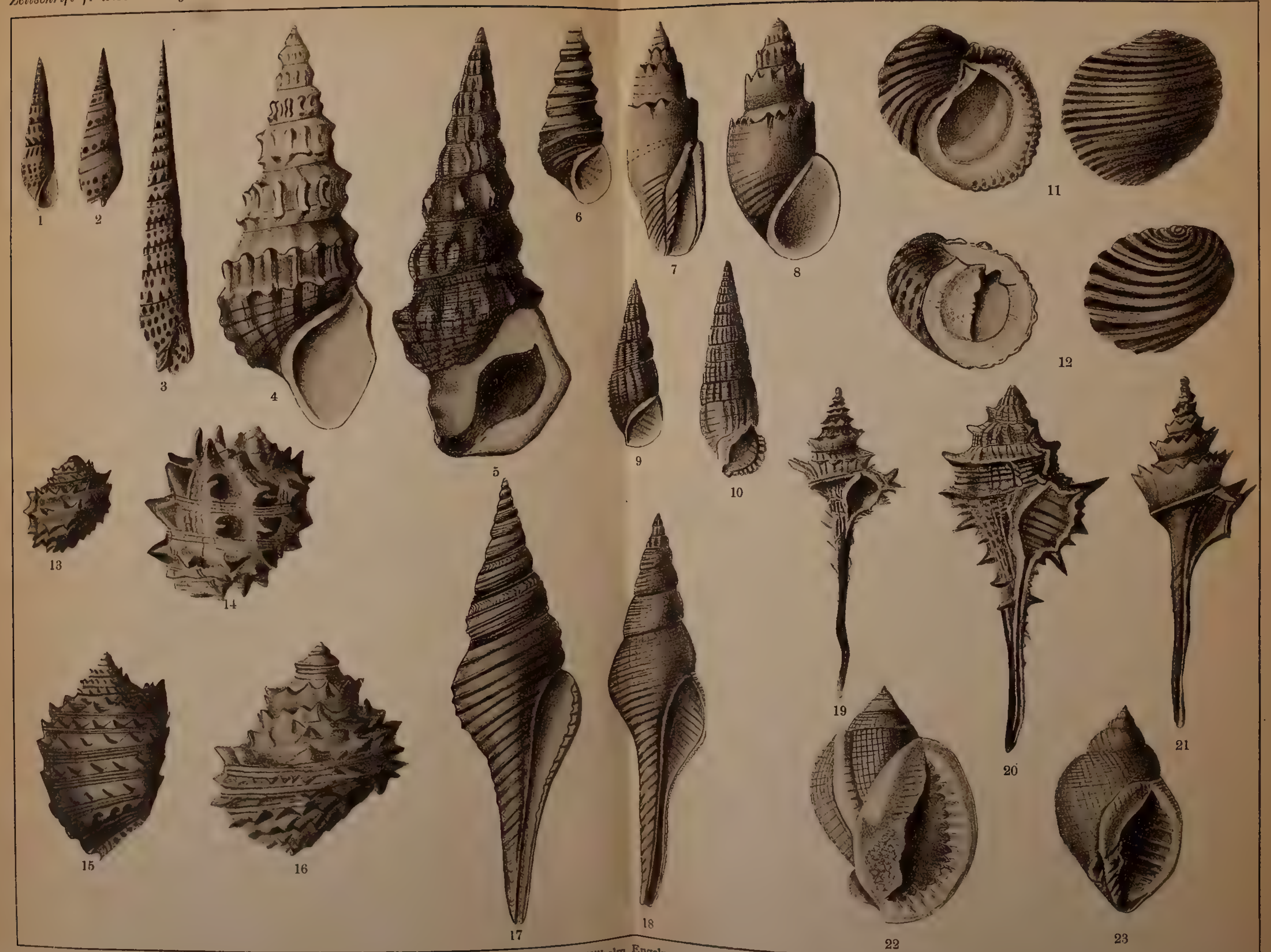
Verlag von Wilhel



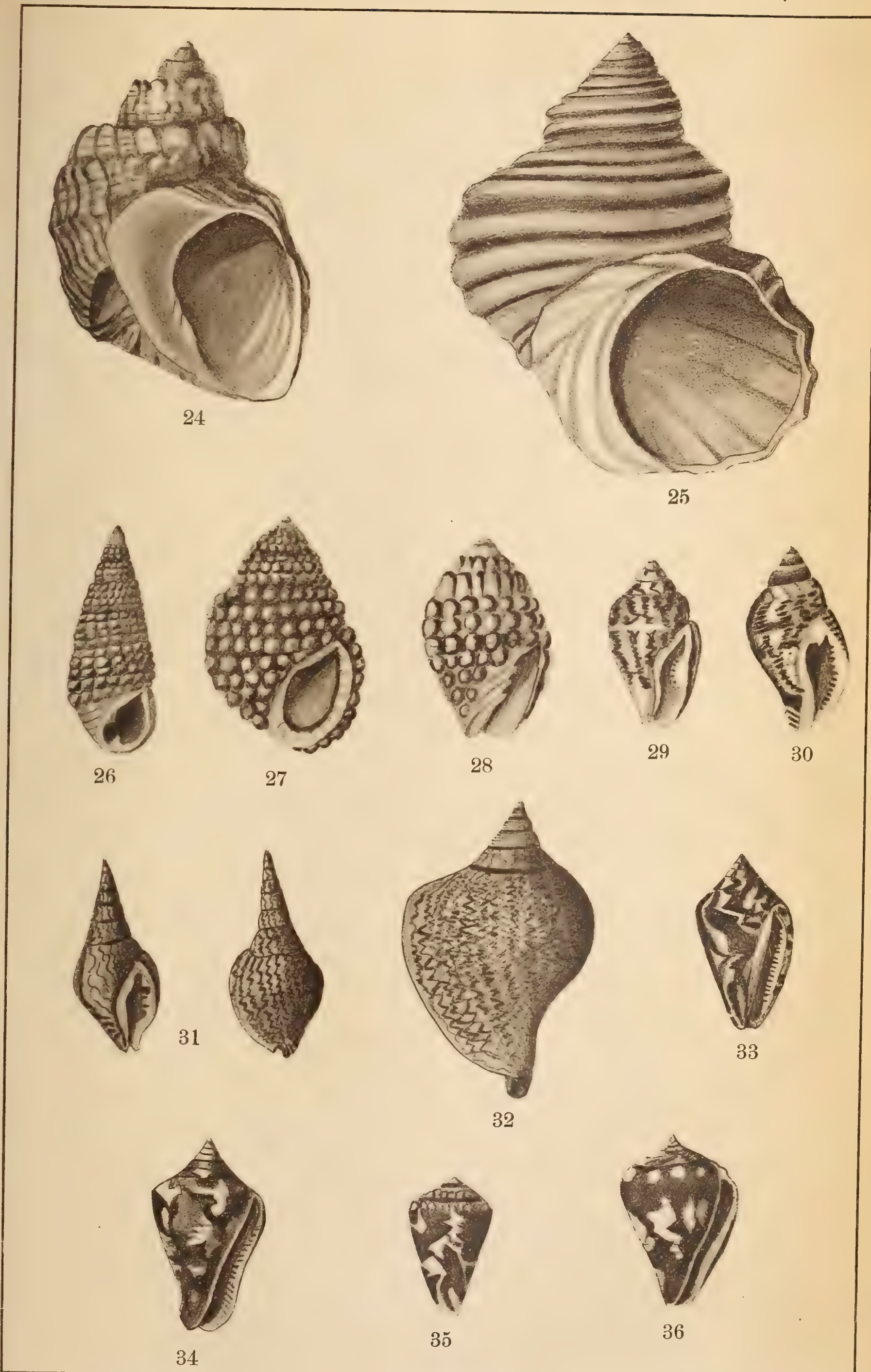
ann in Leipzig.

Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig.



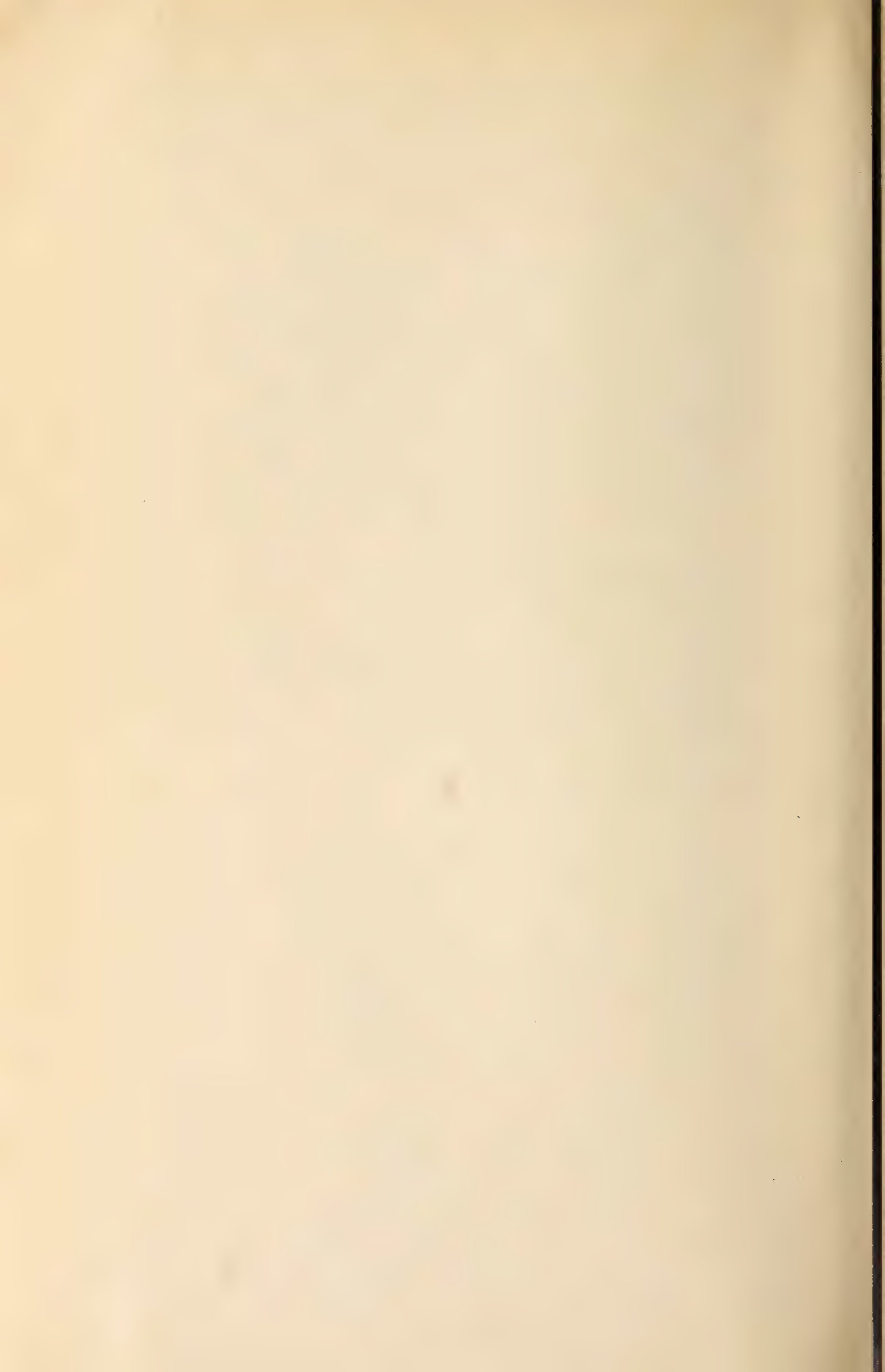

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23





Gräfin v. Linden del. Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig.

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.



Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker
Professor a. d. Universität zu Würzburg

und

Ernst Ehlers
Professor a. d. Universität zu Göttingen

Dreiundsechzigster Band

Erstes Heft

Mit 8 Tafeln und 6 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1897.

Ausgegeben den 17. September 1897.

Inhalt.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagshandlung **Wilhelm Engelmann.** — Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Sollten mehr als 40 Separatabdrücke gewünscht werden, so erfolgt deren Anfertigung gegen Erstattung der Herstellungskosten und **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Dreiundsechzigster Band

Zweites Heft

Mit 11 Tafeln und 25 Figuren im Text

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1897.

Ausgegeben den 12. November 1897.

Inhalt.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagshandlung **Wilhelm Engelmann.** — Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Sollten mehr als 40 Separatabdrücke gewünscht werden, so erfolgt deren Anfertigung gegen Erstattung der Herstellungskosten und **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Dreiundsechzigster Band

Drittes Heft

Mit 12 Tafeln und 22 Figuren im Text

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1898.

Ausgegeben den 29. März 1898.

Inhalt.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagshandlung **Wilhelm Engelmann.** — Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Sollten mehr als 40 Separatabdrücke gewünscht werden, so erfolgt deren Anfertigung gegen Erstattung der Herstellungskosten und **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker
Professor a. d. Universität zu Würzburg

und

Ernst Ehlers
Professor a. d. Universität zu Göttingen

Dreiundsechzigster Band

Viertes Heft

Mit 14 Tafeln und 20 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1898.

Ausgegeben den 20. Mai 1898.

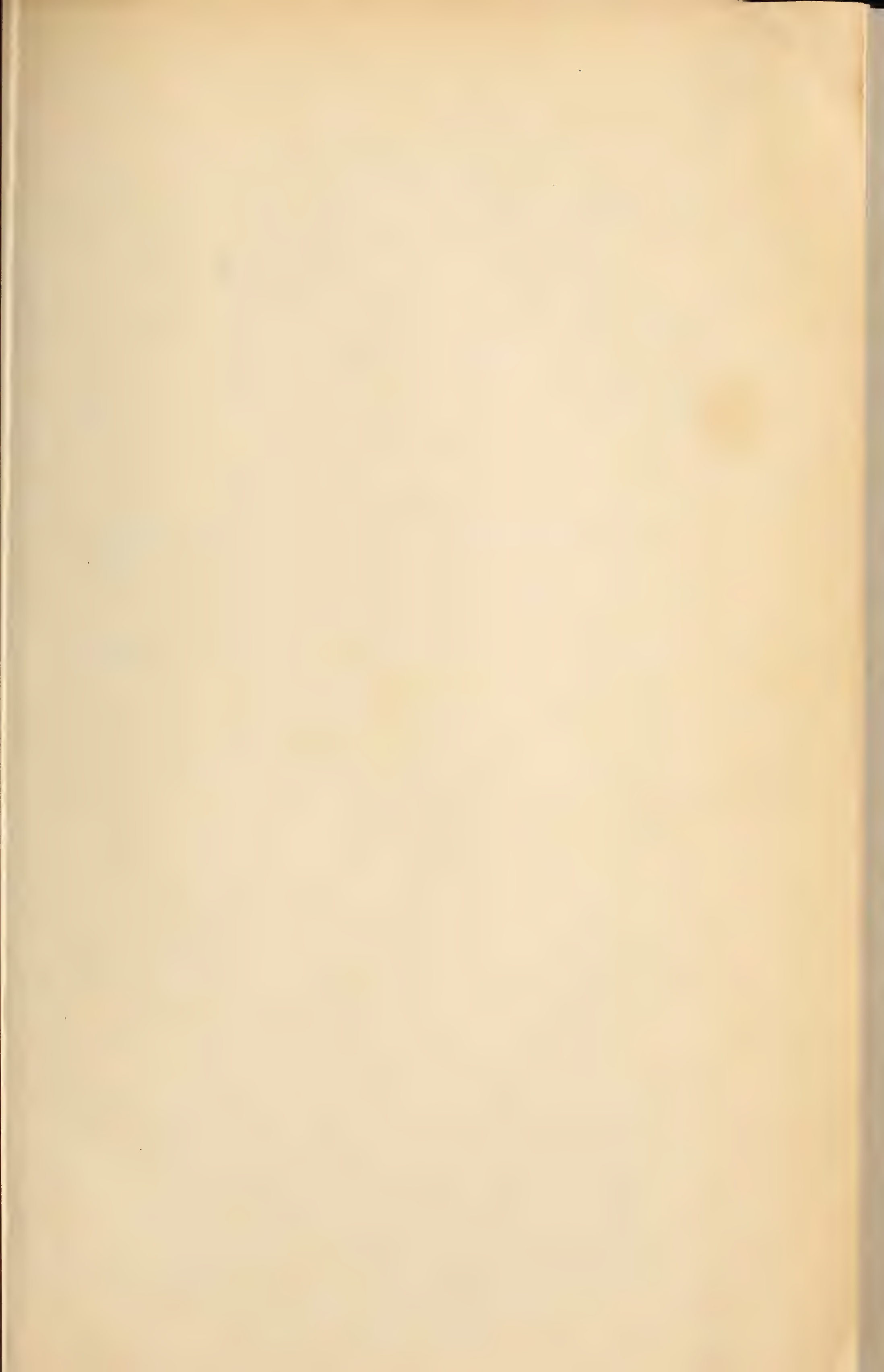
Inhalt.

Mittheilung.

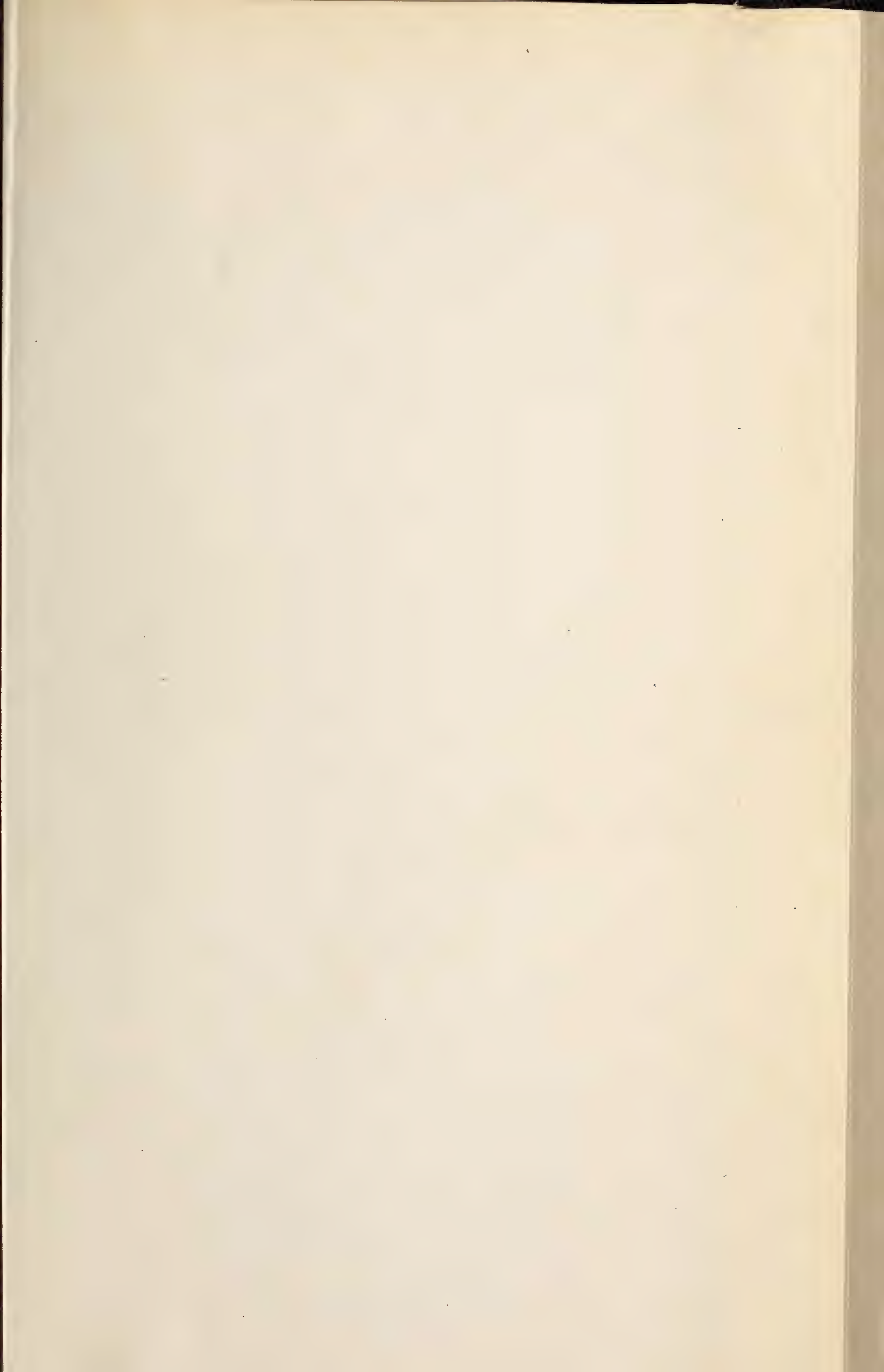
Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschüben und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Holzschnitt bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

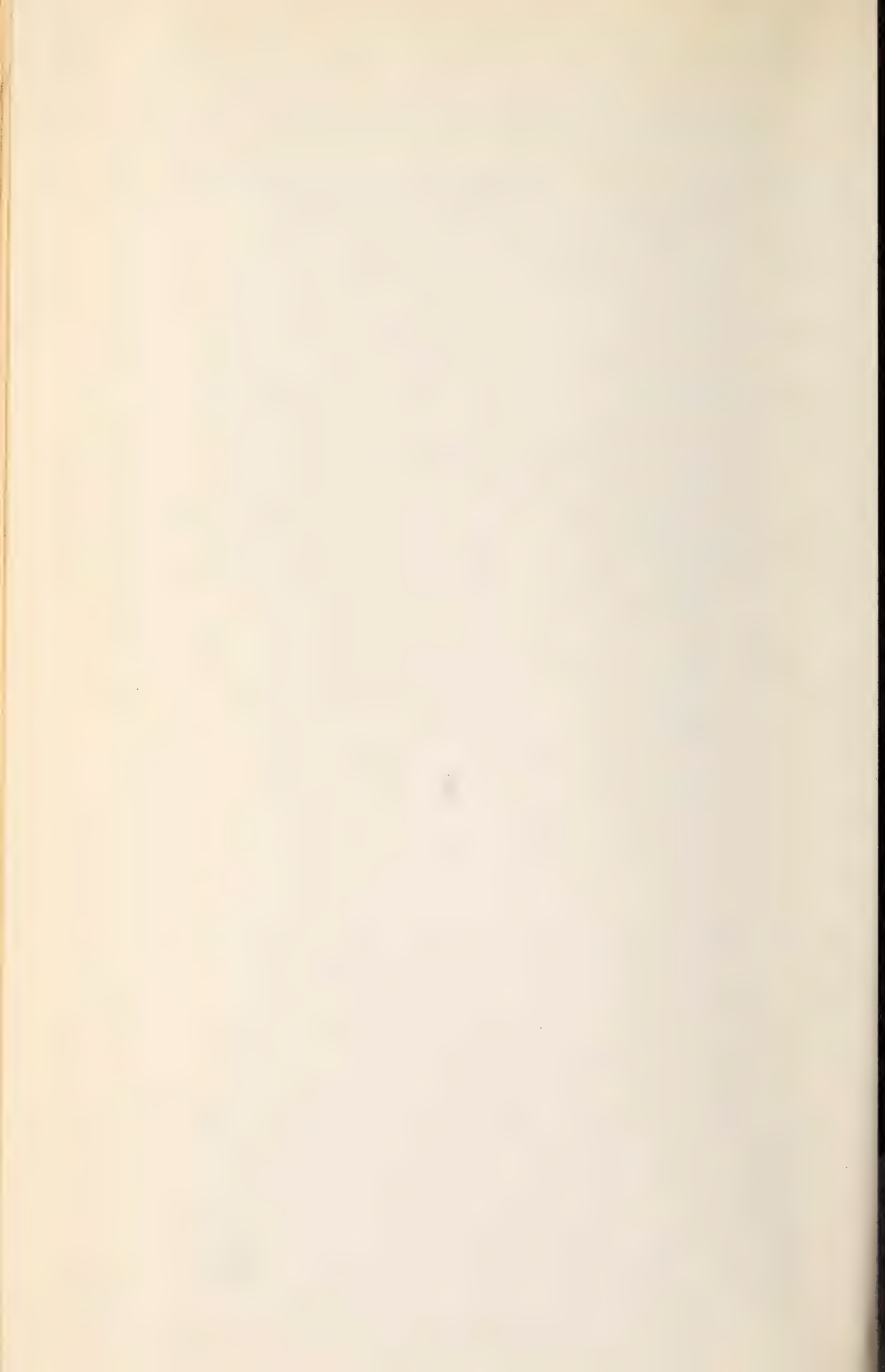
Die Verlagshandlung **Wilhelm Engelmann.** Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

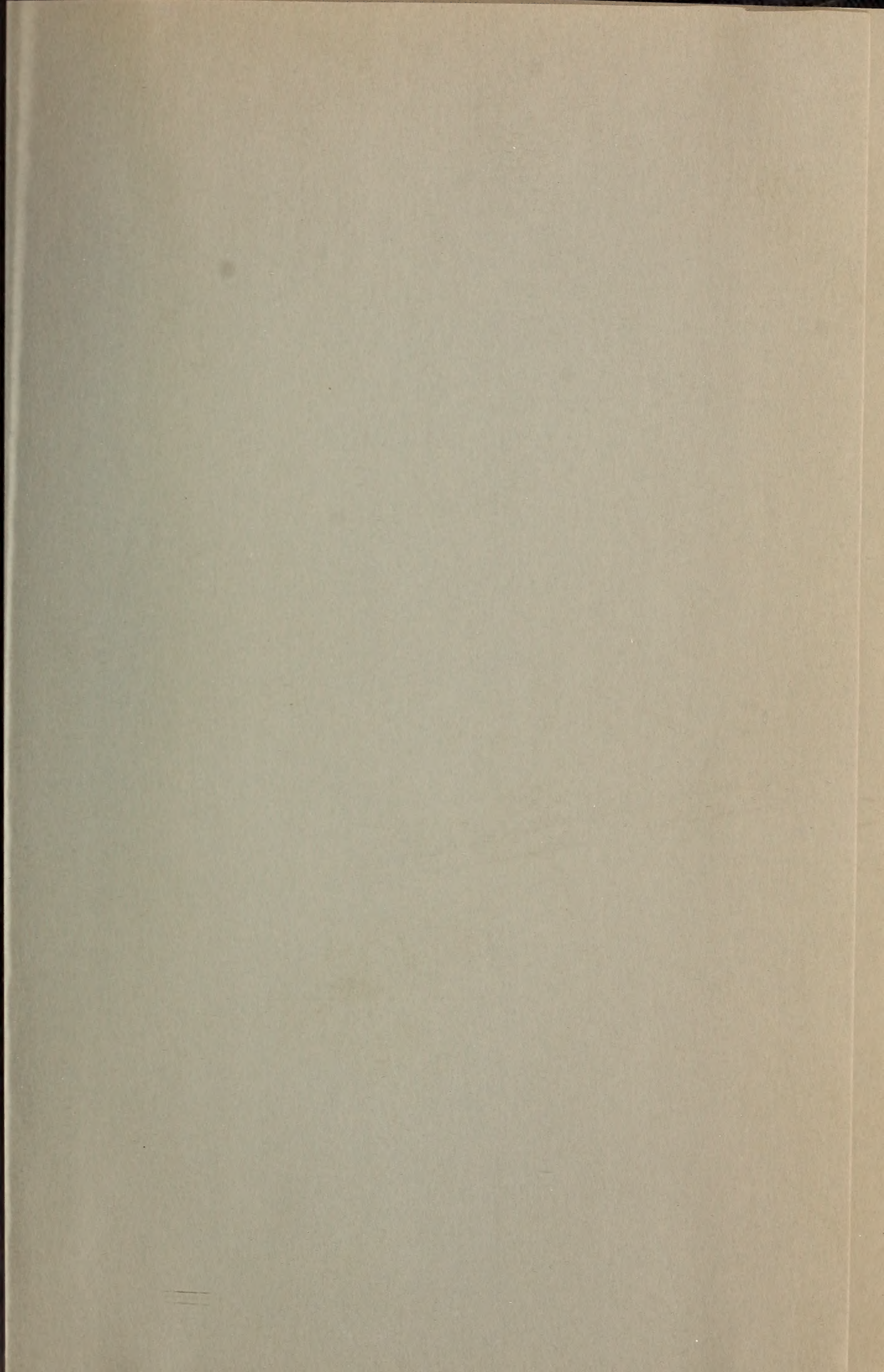
Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis. Sollten mehr als 40 Separatabdrücke gewünscht werden, so erfolgt deren Anfertigung gegen Erstattung der Herstellungskosten und **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

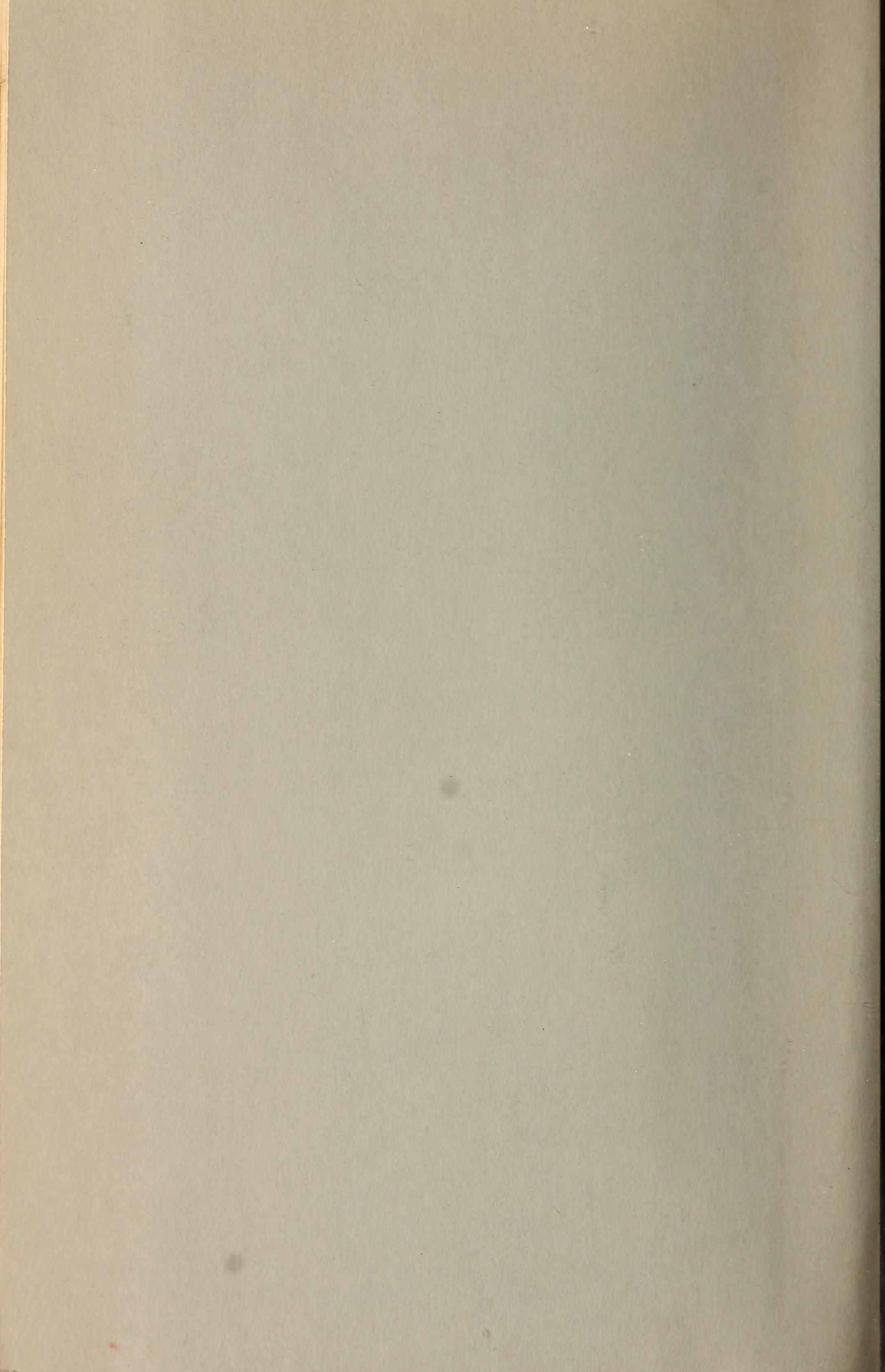


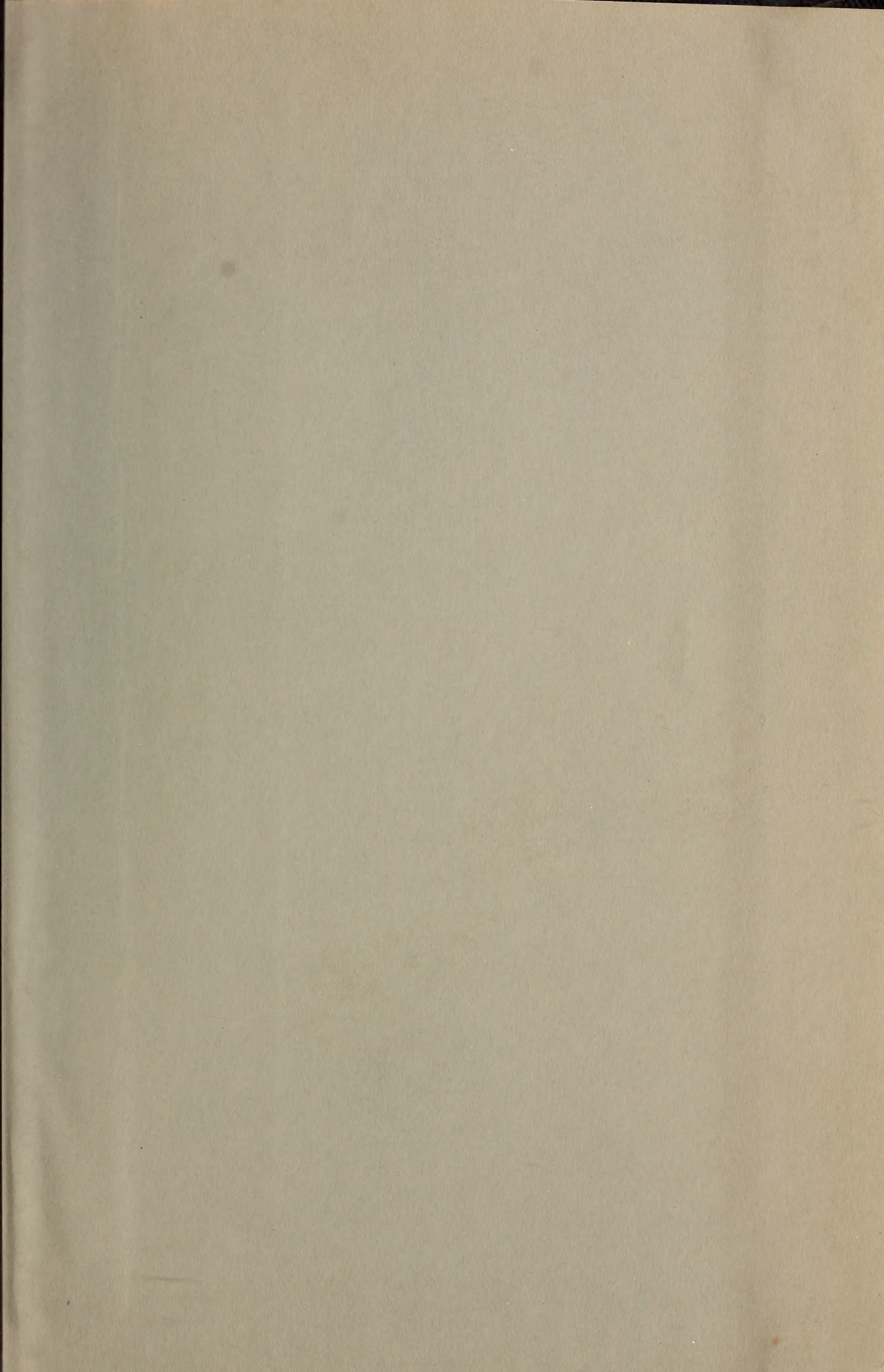
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.












SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01316 6087